ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 71

9

СЕНТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

Зав. редакцией ***М. П. Тулина.*** Технический редактор ***Г. А. Смирнова***
Корректоры ***Г. А. Александрова*** и ***Э. Н. Липпа***

Сдано в набор 9.06.86. Подписано к печати 16.09.86. М-18864. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.3.
Усл. кр.-отт. 13.83. Уч.-изд. л. 15.72. Тираж 2212. Тип. зак. 504

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 005 : 581.47 : 582.992

А. А. Колаковский

КАРПОЛОГИЯ КОЛОКОЛЬЧИКОВЫХ (*CAMPANULACEAE*) И ВОПРОСЫ ТАКСОНОМИИ

A. A. KOLAKOVSKY. CARPOLOGY OF THE *CAMPANULACEAE* AND PROBLEMS IN THEIR TAXONOMY

В результате исследований плодов сем. *Campanulaceae* описаны 55 карпологических типов, объединенных примерно в 20 групп и охватывающих почти 90 % родов семейства. Они подразделены на две крупные категории типов по признаку наличия или отсутствия специализированного органа диссеминации — аксикорна. Использование данных карпологии наряду с другими морфологическими признаками дало возможность пересмотра таксономии колокольчиковых в аспекте как надвидовых, так и видовых категорий. Карпологические признаки при этом, как и во всей современной систематике колокольчиковых, признаются руководящими при наличии достаточно четко выраженного явления гетеробатмии во всем семействе. В результате исследований описаны 9 новых родов и восстановлены роды, описанные H. Feer еще в прошлом столетии. Осталась еще нерешенной проблема гетерогенности рода *Campanula* и отчасти других родов.

В предлагаемой ниже карпологической классификации сем. *Campanulaceae* учтены некоторые ценные в отношении таксономии морфологические признаки цветка, морфология пыльцы, а также новые данные по форме и размеру семян, по анатомии семенной кожуры. Почти все они заимствованы из работ Е. М. Аветисян (1967, 1971) и А. А. Беляева (1984а, б). Жизненные формы приводятся по Т. В. Шулькиной (1977, 1978).

БЕЗАКСИКОРНОВЫЕ ТИПЫ

Автономно не раскрывающиеся типы

А. Типы ягодообразные

а) Тип пентафрагмы (*Pentaphragma* Wall.). Карпологически типовой вид [1] — *P. gamopetalum* Gagnep. Завязь нижняя, 2-гнездная, с головчатым рыльцем. Плод с тонким перикарпом, с двумя крупными, в поперечном разрезе грибообразными семеносцами из паренхимной ткани, с густо расположенными по их верхней поверхности мелкими семенами с ячеистым узором. Тип пыльцы — Pentaphragma.

Олиготипный род из 8 индо-малайских тропических видов, выделяемых некоторыми авторами в отдельное семейство *Pentaphragmaceae* (Тахтаджян, 1966).

б) Тип кампанумеи (*Campanumoea* Blume). Типовой вид — *C. inflata* C. B. Clarke (см. таблицу на вклейке, *1*). Завязь нижняя, 5-гнездная. Плоды шаровидные, вероятно, ягодообразные. Семеносцы плоские, крупные, с многочисленными густо сидящими мелкоячеистыми семенами. Тип пыльцы — Campanumoea. Лиановидные травянистые поликарпики с клубнеобразными корнями.

[1] Здесь и далее автор приводит в качестве примера виды, плоды которых, по его мнению, наиболее характерны для выделяемого карпологического типа. Естественно, что эти виды таксономическими типами рода не являются.

Олиготипный род из 5 видов с ареалом, охватывающим Гималаи, на северо-востоке — Японию, а на юге — Индонезию.

в) Тип канарины (*Canarina* L.). Типовой вид — *C. canariensis* (L.) Vatke. Плод — 6-гнездная ягода с остающимися зубцами чашечки. Семена овальные (0.3—1.8)×(0.8—1.1) мм, с ячеистой поверхностью (Hedberg, 1961), по Беляеву — семена эллиптические, 0.95×0.40 мм. Тип пыльцы — Canarina. Семенная кожура типа Canarina. Травянистые клубнеобразующие поликарпики.

Олиготипный род из 3 видов с разорванным ареалом, одна часть которого в горах Восточной Африки, от 1500 до 3000, а другая — на Канарских островах, 300—800 м над ур. м. (Hedberg, 1961).

Б. Типы с сухими коробочками

а) Тип гитопсиса (*Githopsis* Nutt.). Типовой вид — *G. specularioides* Nutt. Коробочка удлиненная, с 10 толстыми жилками, с длинными зубцами чашечки, нераскрывающаяся, но в результате разложения ткани перикарпа внешними агентами образуются «поры», через которые происходит диссеминация. Семена мелкие, 0.5—0.95 мм. Плод с признаками зоохории вследствие наличия крючкообразных окончаний зубцов чашечки (Morin, 1983). Тип пыльцы — Phyteuma.

Олиготипный род из 4 однолетних видов, распространенных в западной части Северной Америки. Отмечаются его вероятные связи с родом *Legousia*, хотя коробочки у последнего аксикорновые.

б) Тип гуниалеи (*Guniallea* Thulin). Типовой вид — *G. emernensis* (A. DC.) Thulin. Африканский тропический род из 2 видов, близкородственный родам *Wahlenbergia* и *Prismatocarpus*, отличающийся нераскрывающейся коробочкой, но перикарп ее разрушается так же, как и у гитопсиса, под воздействием внешних агентов (Thulin, 1975).

в) Тип мерциеры (*Merciera* A. DC.). Коробочка овальная, обычно вследствие редукции односеменная, нераскрывающаяся. Венчик с узкой трубкой типа Trachelium (De Candolle, 1830, Pl. 5). Помещается в эту группу условно, так как вероятные его связи иные. Полукустарники и полукустарнички.

Род олиготипный, из 3—4 видов, южно-африканский, сравнивается с родом *Roucela*, у которого, однако, коробочка цилиндрическая и раскрывается крышечкой.

АВТОНОМНО РАСКРЫВАЮЩИЕСЯ ТИПЫ

Крупнооконцевый тип

Тип островскии [2] (*Ostrowskia* Regel, см. таблицу, *2*, *3*). Семена удлиненные, 3.0—2 мм, крылатые. Тип пыльцы — Ostrowskia.

Крышечные и продольно-трещиноватые типы

Судя по литературным данным (De Candolle, 1830; Thulin, 1975), коробочки этих типов имеют ясно выраженную крышечку, но вместе с тем, вероятно, после ее отделения раскалываются дополнительно продольными трещинами.

а) Тип ригиофилюма (*Rhigiophyllum* Hochst.). Типовой вид — *R. squarrosum* Hochst. (Schönland, 1889). Коробочка узкоцилиндрическая, 2-гнездная, открывается наверху крышечкой, но, кроме того, вероятно, как и у рода *Prismatocarpus*, раскалывается продольно. Семян 8, яйцевидных, мелких. Тычиночные нити прикреплены к трубке венчика. Тип пыльцы — Rhigiophyllum.

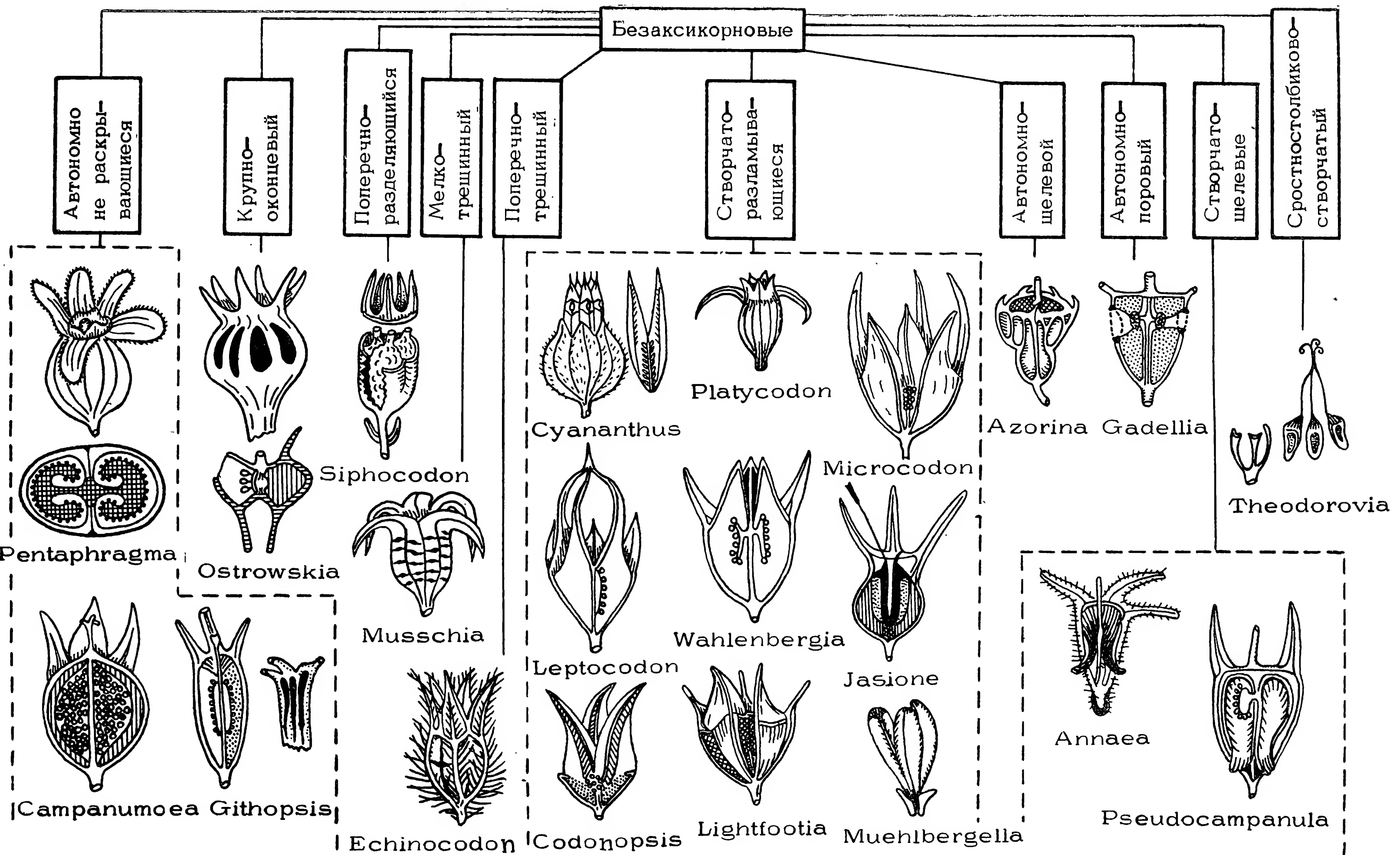
Монотипный южно-африканский род.

б) Тип роэллы (*Roella* L., см. таблицу, *4*). Типовой вид — *R. ciliata* A. DC. Коробочка цилиндрическая, 2-гнездная, открывается наверху крышечкой, однако, по другим данным (Thulin, 1975), коробочка открывается продольными трещинами по типу Prismatocarpus. Тычинки свободные. Тип пыльцы — Roella. Кустарники, реже травы верескового типа.

---

[2] Все типы, отмеченные только в виде заголовков или с небольшими добавлениями, описаны ранее (Колаковский, 1984).

Схема 1. Типы плодов колокольчиковых



Олиготипный род из 12 южно-африканских видов.

в) Тип трейхелии (*Treichelia* Vatke). Типовой вид — *T. longibracteata* (Sond.) Vatke. Коробочка цилиндрическая, 2-гнездная, открывается крышечкой (Schönland, 1889), но по другим данным открывание коробочки происходит с помощью продольных трещин между скелетными жилками (Adanson, 1950, цит. по: Thulin, 1975).

Монотипный род из Южной Африки, травянистые растения; по внешнему виду сходные с родом *Microcodon*.

г) Тип кратерокапсы (*Craterocapsa* Hillard et Burtt.). Род, возможно, близкий роду *Roella* по типу раскрывания коробочки верхушечной крышечкой (Thulin, 1975).

д) Тип призматокарпуса (*Prismatocarpus* L'Her.). Типовой вид — *P. paniculatus* L'Her. Коробочка 2-гнездная, открывается на верхушке крышечкой (De Candolle, 1830, pl. 20), но после опадения крышечки раскалывается продольно, наподобие коробочек у *Rhigiophyllum* и др. Тип пыльцы — Roella. Полукустарники и полукустарнички.

Олиготипный южно-африканский род, близкий роду *Roella* и некоторым другим родам из группы крышечных типов.

Поперечно-разделяющийся тип

Тип сифокодона (Siphocodon Turcz.). Типовой вид — *S. spathioides* Turcz. (см. таблицу, *5*). Завязь нижняя, 3-гнездная. Коробочка открывается поперечной трещиной ниже оснований зубцов чашечки, которые опадают вместе с цветоложем. В каждой коробочке 3 крупных бутылковидных бугорчатых семени. Тычинки прикреплены к трубке венчика близ рыльца. Тип пыльцы — Siphocodon.

Монотипный южно-африканский род, резко отличный от колокольчиковых.

Мелкотрещинный тип

Тип мушии (*Musschia* Dumort., см. таблицу, *6*). Семенная кожура типа Musschia. Тип пыльцы — Phyteuma. Кустарник необычного типа.

Поперечно-трещинный тип

Тип эхинокодона (*Echinocodon* Kolak. ined.). Типовой вид — *E. primulifolium* (Brot.) Kolak. (*Campanula primulifolia* Brot., см. таблицу, *7*). Коробочка глубоко 3-гранная, с тонким перикарпом и толстыми скелетными жилками. Раскрывание происходит в результате разрыва ткани утолщенного желобка между гранями коробочки с образованием широкой поперечной трещины между гранями коробочки в ее верхней трети. Семена мелкие, крылатые, 0.75×0.5 мм, по данным Беляева (1984б), семена яйцевидные, 0.9×0.73 мм.

Монотипный род из южной Португалии, свойственный влажным и тенистым местам.

Створчато-разламывающиеся типы

а) Тип цианантуса (*Cyananthus* Wall., см. таблицу, *8*). Типовой вид — *C. inflatus* Hook. fil. et Thoms. Чашечка трубчатая или вздутая, с 5 короткими долями. Завязь верхняя, 3—5-гнездная. Коробочка раскрывается расходящимися верхушками створок только до верхней части осевой колонки. Пыльники с боковыми крыловидными выростами, сросшимися между собой. Семена *C. lobatus* удлиненные, 2.0×0.5 мм. Семенная кожура типа Cyananthus. Тип пыльцы — Cyananthus.

В роде около 30 травянистых видов, распространенных в горах Восточной Азии, не ниже 2500 м над ур. м.

б) Тип лептокодона (*Leptocodon* Hook. fil. et Thoms.). Типовой вид — *L. gracilis* Hook. fil. et Thoms. Завязь полунижняя, 3-гнездная. Коробочка раскрывается расходящимися верхушками створок, которые остаются сросшимися около основания столбика. Семеносцы удлиненные на осевой колонке

в нижней части коробочки. Род, признающийся близким роду *Codonopsis*, имеющий 5 кеглевидных железок, расположенных близ верхнего края диска. Тип пыльцы — Codonopsis.

Олиготипный род, свойственный только Гималаям.

в) Тип кодонопсиса (*Codonopsis* Wall., см. таблицу, *9*). Семена удлиненно-эллиптические, 1.8—0.8 мм дл. Семенная кожура типа Codonopsis. Тип пыльцы — Codonopsis. Травянистые стержнекорневые и клубнеобразующие поликарпики.

г) Тип платикодона (*Platycodon* A. DC.). Семена удлиненные, эллиптические, 2.3×1.2 мм. Семенная кожура типа Codonopsis. Тип пыльцы — Platycodon. Стержнекорневые травянистые поликарпики.

д) Тип валенбергии (*Wahlenbergia* Schrad., см. таблицу, *10*, *11*). Типовой вид — *W. banksiana* A. DC. Завязь полунижняя, 3-гнездная. Коробочка раскрывается расходящимися верхушками створок, доходящими до верхней части осевой колонки, с хорошо выраженной толстой килевидной перегородкой. Семена мелкие, 0.3×0.4 мм. Семенная кожура типа Wahlenbergia (у вида *W. gracilis* и др.). Тип пыльцы — Phyteuma. Однолетние, многолетние травы, кустарнички, кустарники.

В роде около 150 видов, распространенных преимущественно в южном полушарии, из них более половины — в Африке, единичные виды — в Средиземноморье, в Средней Европе, заходят в южную Англию.

Вероятно, наиболее близкими по строению коробочки к роду *Wahlenbergia* являются также следующие роды, данные по которым заимствованы в основном из литературы (Thulin, 1975). *Berenice* Tulasne — монотипный род кустарника, описанный с о. Реюньон; *Cephalostigma* A. DC. — этот род в последнее время включен в род *Wahlenbergia* (Thulin, 1975); *Cervicina* Delile — этот род также объединяется с родом *Wahlenbergia* (Thulin, 1975); *Heterochaenia* A. DC. — этот род мелких кустарников с Маскаренских с островов, также близкородствен роду *Wahlenbergia*, коробочки у него раскрываются тремя верхушечными створками, «которые приобретают вид боковых щелей на гипантии» (Thulin, 1975 : 12); *Lightfootia* L'Her. — по строению коробочки почти не отличается от рода *Wahlenbergia*, тип пыльцы — Phyteuma; *Theilera* Pill. — отличается от рода *Wahlenbergia* в основном по длинной трубке венчика, но коробочка раскрывается верхушками створок, как у рода *Wahlenbergia*. Монотипный полукустарниковый южно-африканский род.

е) Тип микрокодона (*Microcodon* A. DC.). Типовой вид — *M. lineare* Buek. Коробочка открывается так же, как и у рода *Wahlenbergia*, расходящимися верхушками створок. Тип пыльцы — Phyteuma.

Олиготипный род из 4 видов, распространенных в Южной Африке, также несомненно близкий к роду *Wahlenbergia* (Thulin, 1975), но отличающийся 5-гнездными коробочками, у которых гнезда расположены в промежутках между зубцами чашечки. Эти отличия подтверждаются также морфологией пыльцы (Erdtman, 1952; Аветисян, 1967).

ж) Тип язионе (*Jasione* L.). Типовой вид — *J. montana* L. Коробочка 2-гнездная, раскрывается наверху расходящимися верхушками створок. Скелетные жилки прямые, зубцы чашечки остающиеся. Соцветие головчатое, отличное по строению от всех колокольчиковых. Тип пыльцы — Phyteuma. Семенная кожура типа Jasione.

В роде около 20 видов, распространенных в Европе и Северной Африке. К этому типу, вероятно, относится и близкий балканский род *Jasionella* Stoj. et Steph.

з) Тип мюлбергеллы (*Muehlbergella* Feer).

Автономно-щелевой тип

Тип азорины (*Azorina* Feer, см. таблицу, *12*). Семенная кожура типа Campanula. Семена удлиненные, 2.5×0.9 мм. Канделябровидное деревце.

Автономно-поровый тип

Тип гаделии (*Gadellia* Schulkina). Семена яйцевидные, 1.7×1.0 мм. Безрозеточные симподиально ветвящиеся с монокарпическими и моноциклическими побегами.

Створчато-щелевые типы

Коробочки твердостенные, раскрывающиеся путем образования щелей в нижней развилке скелетных жилок. Эти щели образуются в результате отгиба наружу нижних частей створок, которые сохраняются на второй год в виде капсулы с открытыми лишь нижними щелями или же разламываются. Зубцы чашечки сохраняющиеся.

а) Тип аннеи (*Annaea* Kolak., см. таблицу, *13*, *14*). Типовой вид — *A. hieracioides* (Kolak.) Kolak. (*Campanula hieracioides* Kolak.). Поликарпический многолетник.

Узколокальный эндемичный реликтовый род, свойственный петрофильным стациям только в ущелье Геги в Абхазии.

б) Тип псевдокампанулы (*Pseudocampanula* Kolak.=*Campanula dzaaku* Albov). Типовой вид — *P. dzaaku* (Albov) Kolak.

Поликарпический многолетник.

Узколокальный эндемичный реликтовый род, свойственный известняковым петрофильным стациям Мегрелии и Восточной Абхазии.

Сростностолбиково-створчатый тип

Тип федоровии (*Theodorovia* Kolak., см. таблицу, *15*). Полукустарничек, типичная каудексовая форма с утолщенными разветвлениями.

АКСИКОРНОВЫЕ ТИПЫ

Аксикорново-щелевые типы

а) Тип колокольчика (*Campanula* L., см. таблицу, *16—20*). Семена *C. latifolia* эллиптические, 1.7×1.0 мм. Тип семенной кожуры — Campanula.

б) Тип гемисферы (*Hemisphaera* Kolak., см. таблицу, *21*, *22*). Стержнекорневые поликарпические травы.

в) Тип фитеумы (*Phyteuma* L., см. таблицу, *23*). Семена яйцевидные, 0.6×0.3 мм. Тип пыльцы — Phyteuma.

г) Тип трахелиума (*Trachelium* L.). Семена удлиненно-эллиптические, 0.9×0.4 мм. Тип пыльцы — Roella.

д) Тип аденофоры (*Adenophora* Fisch.). Тип семенной кожуры — Adenophora. Тип пыльцы — Phyteuma. Стержнекорневой травянистый поликарпик.

е) Тип роуцелы (*Roucela* (L.) Dumort. Типовой вид — *R. erinus* L. (см. таблицу, *24*). Коробочка широкая, дисковидная, открывается аксикорновой щелью. Семеносцы овальные. Семена овальные, 0.7×0.2 мм, блестящие. Тип семенной кожуры — «Campanula» erinus. Однолетние розеточные травы с верхушечными цветками и пазушными побегами.

Олиготипный род, широко распространенный в Средиземноморье, на востоке доходит до Ирана, Кавказа. Предпочитает петрофильные известняковые стации, различные сухие местообитания, до 1000 м над ур. м.

ж) Тип астрокодона (*Astrocodon* Fed.). Типовой вид — *A. kruhseanus* (Fisch. ex Regel et Til.) Fed. (см. таблицу, *25*). Аксикорны суженные в основании, отходят от осевой колонки и сливаются с грубосетчатым перикарпом. Венчик глубоко рассеченный, звездообразный. Зубцы чашечки перисто-лопастные, изгибающиеся вниз при плодах. Тип пыльцы — Phyteuma.

Монотипный род, свойственный Дальнему Востоку, примерно от 60 до 50° с. ш. Предпочитает петрофильные стации.

з) Тип сициокодона (*Sicyocodon* Feer). Типовой вид — *S. macrophyllus* (Boiss. et Heldr.) Feer. Коробочка 3-гнездная, коническая, с сильно возвышенным цветоложем. Носик аксикорна узкий, шиловидный. Семена почти диско-

видные, 1.2×0.8 мм, тонкополосатые. Чашечка с крупными мешковидно вздутыми придатками. Столбик веретеновидно утолщенный (Feer, 1890, tab. VIII, A).

Монотипный род однолетних трав, эндемичный для Восточного Средиземноморья.

и) Тип перакарпы (*Peracarpa* Hook. fil. et Thoms.). Типовой вид — *P. carnosa* (Wall.) Hook. fil. et Thoms. (см. таблицу, *26*). Коробочка с очень тонким перикарпом, раскрывающаяся внизу аксикорновой щелью, но, кроме того, перикарп часто неправильно растрескивающийся. Аксикорны очень тонкие, расположены в основании грани, с мелким носиком. Семеносцы тонкие, плоские, доходящие почти до основания колонки. Семена веретеновидные, блестящие, по 15 в коробочке.

Дырчатые типы

а) Тип сергии (*Sergia* Fed., см. таблицу, *27*). Типовой вид — *S. sewerzowii* (Regel) Fed. Коробочка резко трехгранная. Цветоложе ворончато-углубленное, узкое. Аксикорны с удлиненным носиком, приросшим к перикарпу на дне складки, при созревании образуют выше основания коробочки довольно крупную дырочку. Семеносцы сердцевидные, на ножке. Семена продолговатые или овальные, (0.6—0.8)×(0.2—0.3) мм, бескрылые, блестящие. Тип пыльцы — Phyteuma.

Олиготипный род из двух видов, свойственных Тянь-Шаню и Памиро-Алаю. Типичный известняковый хазмофит. Род, довольно близкий роду *Hyssaria*, но отличается главным образом семенами и другими признаками.

б) Тип гиссарии (*Hyssaria* Kolak., см. таблицу, *28*, *29*).

в) Тип мишоксии (*Michauxia* L'Her.). Тип пыльцы — Michauxia. Семена 0.9×0.4 мм. Монокарпические несуккулентные травы.

г) Тип криптокодона (*Cryptocodon* Fed.). Типовой вид — *C. monocephalus* (Trautv.) Fed. Коробочка 3-гранная, асимметричная, со значительно более широкой стенкой, прилегающей к оси соцветия. Аксикорны апикальные, образуют посередине коробочки крупную дырочку. Семеносцы на утолщенной ножке. Зубцы чашечки крупные, остающиеся. Тип пыльцы — Phyteuma.

Монотипный эндемичный род, свойственный горным склонам Зеравшана, вероятно, близкий родам *Sergia* и *Hyssaria*.

Клапанные типы

а) Тип азинеумы (*Asyneuma* Griseb. et Schenk). Типовой вид — *A. campanuloides* (Bieb.) Bornm. Коробочка 3-гранная, обратноконическая, угловаторебристая, с узким углубленным цветоложем. Аксикорны апикальные, мелкие, образующие наверху ступенчатый клапан. Семеносцы короткие. Семена продолговатые, выпуклые, 1.8—0.7 мм. Тип пыльцы — Phyteuma.

Род, состоящий примерно из 20 видов, типично средиземногорный,[3] с дизъюнктивным ареалом от Европы до Восточной Азии, вероятно, близкий роду *Neocodon*.

б) Тип неокодона (*Neocodon* Kolak. et Serd., см. таблицу, *30*, *31*). Семена *N. persicifolius* эллиптические, 0.9×0.5 мм. Поликарпические травянистые растения, моноподиально ветвящиеся, с розеточными побегами.

По-видимому, близким этому типу окажется еще карпологически не изученный нами род *Popoviocodonia* Fed.

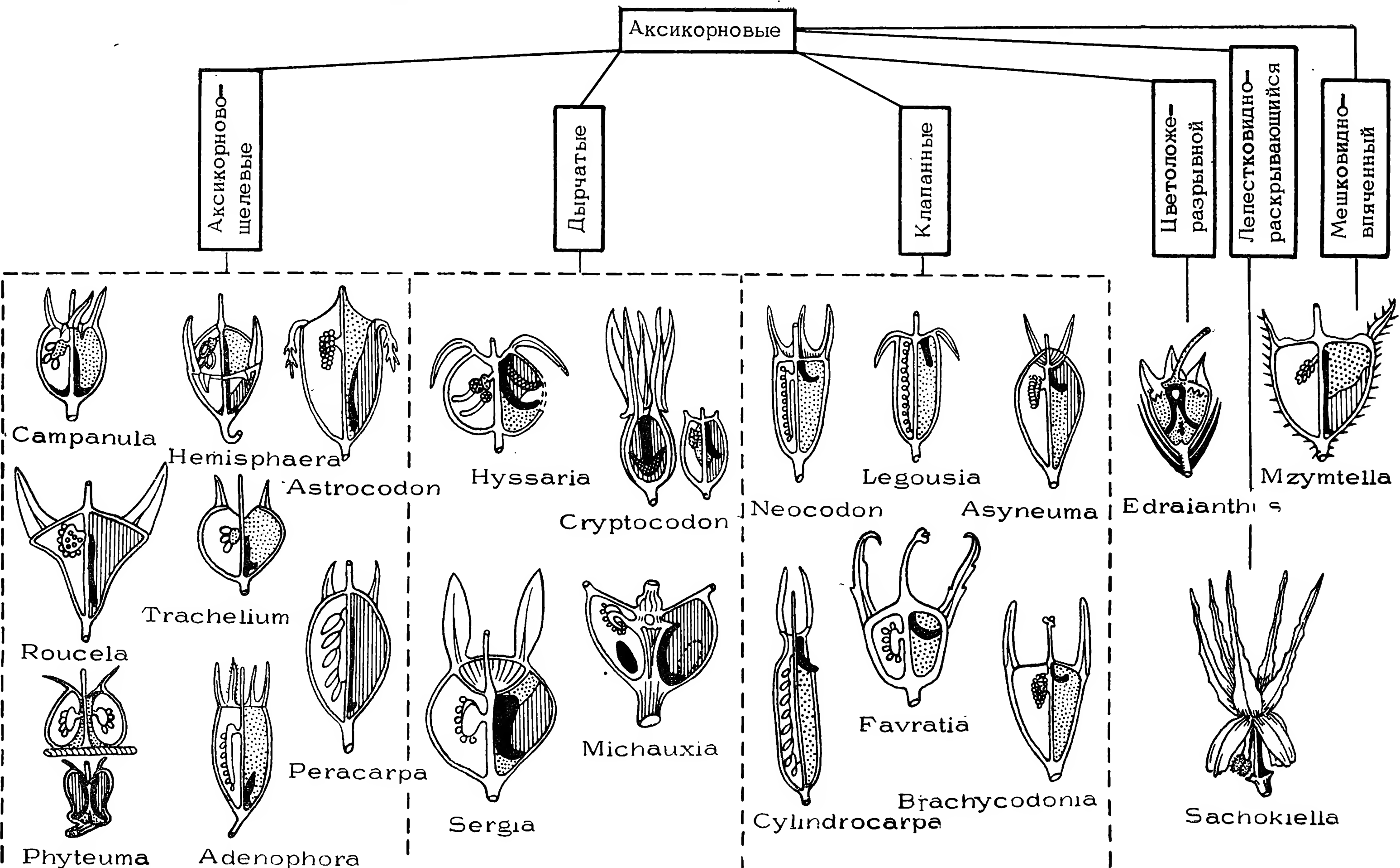
в) Тип легузии (*Legousia* Durand, см. таблицу, *32*). Семена *L. perfoliata* Dur. овальные, 0.52×0.33 мм. Тип пыльцы — Phyteuma.

г) Тип фавратии (*Favratia* Feer). Типовой вид — *F. zoysii* (Wulf.) Feer. Коробочка кубарчатая, 3-гнездная, с остающимися зубцами чашечки. Аксикорны мелкие, апикальные, образующие ступенчатый клапан в верхней части коробочки. Столбик головчатый. Венчик цилиндрический, в основании вздутый, 5-лопастной, лопасти внутри щетинистые, выемки в виде мешковидных придатков — форма, свойственная только данному роду. Семена продолговатые, с ячеистой поверхностью.

---

[3] Термин автора статьи (Колаковский, 1978).

Схема 2. Типы плодов колокольчиковых



Род монотипный, средиземногорный, свойственный известнякам юго-восточных Альп. Типичный петрофит.

д) Тип брахикодонии (*Brachycodonia* Fed.). Типовой вид — *B. fasciculata* (Duf.) Fed. Коробочка обратноконическая, с остающимися зубцами чашечки. Аксикорны апикальные, мелкие, открывающие наверху коробочки клапанную дырочку. Семена мелкие, эллиптические, 0.5×0.1 мм. Тип пыльцы — Phyteuma.

Монотипный род из мелких, одно-двухлетних, вильчато-ветвистых трав, типично средиземноморский, распространенный от Испании до Средней Азии, свойственный ксерофитным регионам, где является эфемером.

е) Тип цилиндрокарпы (*Cylindrocarpa* Regel). Типовой вид — *C. sewerzowii* (Regel) Regel, см. таблицу, *33*), Коробочка узкоцилиндрическая, в верхней части резко горловидно суженная, трехгранная, с остающимися зубцами чашечки. Аксикорны мелкие, апикальные, образующие ступенчатый клапан. Семеносцы длинные, языковидные, доходящие до основания коробочки. Тип пыльцы — Phyteuma.

Род монотипный, эндемичный для гор Каратау, типичный петрофит, близкий родам *Legousia* и *Neocodon*.

Лепестковидно-раскрывающийся тип

Тип сахокиелы (*Sachokiella* Kolak., см. таблицу, *34—36*).

Цветоложеразрывной тип

Тип эдрайантуса (*Edraianthus* A. DC.). Семена у всех видов однотипные, очень мало различающиеся и по форме, и по величине (Lacusič, 1973). Тип семенной кожуры — Edraianthus. Тип пыльцы — Phyteuma.

Мешковидно-впяченный тип

Тип мзымтеллы (*Mzymtella* Kolak.).

Вследствие недостатка материала и литературных данных остались совершенно не изученными карпологически следующие роды колокольчиковых: *Campanulopsis* Zoll. et Mor. — монотипный род из Малайи; *Hanabusaya* Nakai — олиготипный род из Восточной Азии; *Heterocodon* Nutt. — олиготипный североамериканский род; *Tracheliopsis* Buser — олиготипный средиземноморский род и *Trochocodon* Canargy — монотипный род из Греции.

Имеются также роды, по которым в литературе есть лишь отрывочные карпологические данные: *Campanulastrum* Small. — монотипный североамериканский род, у которого отмечается раскрывание коробочки на верхушке «порами»; *Feeria* Buser — относится, по-видимому, к карпологическому аксикорново-щелевому типу; *Trachelium* L. — род, обитающий в Марокко; *Petkovia* Stef. — с конусовидной нераскрывающейся коробочкой, монотипный род из Болгарии и Греции; *Petromarula* Vent — коробочка 3-бороздчатая, открывается «порами» в средней части (De Candolle, 1830; Tutin e. a., 1965), монотипный род с о. Крит; *Physoplexis* (Endl.) Schur — вероятно, аксикорново-щелевой тип. Отмечается его близость к роду *Phyteuma* (Damboldt, 1978). Монотипный род, свойственный Альпам.

При рассмотрении всего разнообразия морфологии колокольчиковых выявились некоторые закономерности, имеющие отношение и к таксономии, и к ареалогии. Прежде всего следует отметить, что в процессе изучения отдельных морфологических признаков в семействе далеко еще не все из них изучены достаточно полно. Это в равной мере относится также и к карпологическим структурам, хотя они и выявлены почти у 90 % родов семейства. Все еще недостаточно изучены семена, пыльца, а также жизненные формы, хотя основные их типы и охвачены исследованием. Нельзя не отметить, что для некоторых родов выявлена определенная однотипность семян, известная уже по роду *Edraianthus* (Lacusič, 1973), а также имеются подобные данные по родам *Hemisphaera* и *Neocodon*. Все это сильно тормозит возможности сравнительно-морфологиче-

ских исследований и выяснения основных черт филогении семейства. Некоторые попытки составления подобных схем (Лазарев, 1978) пока не дали положительных результатов, так как они основаны на еще далеко не полных данных по карпологии колокольчиковых.

Рассмотрим крупную группу безаксикорновых колокольчиковых.

В первую очередь здесь отчетливо выступают те морфологические типы, которые либо не укладываются в схему существующей общепринятой таксономической их диагностики, либо представляют собой звенья общего дивергентного процесса, которые еще следует изучить. К числу таких сомнительных родов семейства мы относим в первую очередь те из них, у которых тычинки прикреплены к трубке венчика (*Siphocodon*, *Rhigiophyllum*). Это как бы аномальные роды в рамках карпологических групп поперечно разделяющихся и крышечных типов колокольчиковых. Особенности их строения отмечали и ранее (Thulin, 1975). Вообще эта группа крышечных карпологических типов является, видимо, обособленной и ныне представлена только в Южной Африке. Сюда относятся роды *Roella*, *Treichelia*, *Craterocapsa*, *Prismatocarpus*.

Вместе с тем имеются и более сходные с настоящими колокольчиковыми роды широкого географического распространения типа *Wahlenbergia* и близкого с ними родства, это *Berenice*, *Cephalostygma*, *Cervicina*, *Heterochaenia*, *Theilera*, *Lightfootia*, *Microcodon*.

Достаточно указать, что *Wahlenbergia* также представляется древним типом, имеющим ареал, охватывающий тропики и субтропики южного полушария в пределах Африки, Австралии, Южной Азии и Южной Америки. Этот род частично заходит также в Европу (Thulin, 1975), где в ее западной части (на Балканах) довольно широко распространены близкие и своеобразные роды *Jasione* и *Jasionella*.

Несомненно близкими к *Wahlenbergia*, в особенности по карпологии, как уже отмечали ряд авторов, являются роды, которые имеют восточно-азиатское происхождение. Это уже хорошо изученные роды *Codonopsis*, *Platycodon*, *Cyananthus*, *Leptocodon*, а также недавно описанный из Китая в основном по строению пыльцы монотипный род *Echinocodon* Hong с типовым видом *E. lobophyllum* Hong (Hong, 1984). Это, по-видимому, гомоним описанного нами из Португалии рода из совершенно иной карпологической группы.

Из указанных родов наиболее отклоняющимся является *Cyananthus*, имеющий верхнюю завязь и высокогорный ареал в Гималаях.

Среди безаксикорновых колокольчиковых особую группу, несомненно, представляют почти исключительно монотипные, реликтовые и изолированные большими пространствами в Средиземногорной области роды, такие как *Azorina*, *Musschia* и *Echinocodon*, известные только из ее западной части, *Annaea*, *Pseudocampanula*, *Theodorovia* и *Muehlbergella* отмечены только для Кавказа, а чрезвычайно оригинальный род *Ostrowskia* распространен в двух небольших районах Средней Азии и на севере Афганистана. В таксономическом отношении все эти роды почти не имеют достаточно определенных связей с остальными родами безаксикорновых колокольчиковых, поэтому на данном этапе исследований не нашли места в филогенетической системе. Пока что еще очень сомнительны предполагаемые родственные связи *Ostrowskia* с *Canarina* и другими родами. Такие же роды, как *Annaea*, *Pseudocampanula*, а также *Theodorovia*, вообще образуют резко отличные карпологические типы створчатощелевых и сростностолбиково-створчатых колокольчиковых. Совершенно своеобразна также морфология растения *Muehlbergella*, отличающегося длиннотрубчатым венчиком, а также раскалывающимися до основания створками коробочки.

Крупный раздел аксикорновых карпологических типов колокольчиковых имеет свои отличительные черты не только в строении плодов, но и в географическом распространении.

Необходимо в первую очередь отметить, что аксикорновые типы колокольчиковых самым тесным образом связаны с евразийской частью Средиземногорной области (Колаковский, 1978) и только частично заходят в Америку. При этом только немногочисленные роды однолетних колокольчиковых связаны с областью засушливого средиземноморского климата и доходят на востоке примерно до Индии, а на юге ограничиваются северной частью Африки, это, в ча-

стности, *Brachycodonia*, *Roucela*, *Sicyocodon*. Ни один род из группы аксикорновых колокольчиковых не заходит в тропики и почти нигде не внедряется в ареалы родов валенбергиевых колокольчиковых. В Средиземногорной области сконцентрированы как реликтовые моно- и олигодоминантные роды, так и роды, более богатые видами, проникающие иногда на север, куда не доходит ни один представитель безаксикорновых колокольчиковых.

Нельзя при этом не отметить важной роли Кавказа в процессе видо- и родообразования, поскольку в этом районе, кроме перечисленных неаксикорновых родов, отмечены монотипные аксикорновые: *Mzymtella* и *Sachokiella*, а из числа более крупных родов — *Hemisphaera* и в какой-то степени более широкоареальные — *Adenophora* и *Asyneuma*, а также *Neocodon*. На европейском участке средиземногорного ареала пока выявлены такие оригинальные, преимущественно монотипные роды, как *Favratia*, *Trachelium* и др.

Высокая Азия, в том числе Катазия и часть Берингии, является центром других родов, не встречающихся на Кавказе, — роды *Cylindrocarpa*, *Cryptocodon*, *Astrocodon*, *Sergia*, *Hyssaria*, *Popoviocodonia* и *Peracarpa*.

На востоке Азии выявляется явный центр развития довольно крупного рода *Adenophora*. Родственный ему гетерогенный род *Campanula* имеет наиболее богатый центр видообразования на Кавказе, много видов его также в европейских Альпах, где особенно выделяется оригинальный, весьма однородный по строению род *Edraianthus*. Немало еще неизученных в карпологическом отношении колокольчиковых в Малой Азии и прилегающих горных регионах. Особое внимание нужно уделить также родам безаксикорновых колокольчиковых с сочными плодами.

ЛИТЕРАТУРА

Аветисян Е. М. Морфология пыльцы сем. *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphaenocleaceae*, *Lobeliaceae*, *Cyphaceae*) в связи с вопросами их систематики и флорогении. — Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1967, т. 16, с. 5—41. — *Аветисян Е. М.* Палинология порядка *Campanulales* s. l. — В кн.: Морфология пыльцы и спор современных растений / Под ред. А. А. Куприяновой: Тр. Междунар. палинол. конг. Новосибирск, 1971, с. 90—93. — *Беляев А. А.* Анатомия семян некоторых представителей семейства *Campanulaceae*. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 5, с. 585—594. — *Беляев А. А.* Ультраструктура поверхности и некоторые морфологические характеристики семян представителей семейства *Campanulaceae*. — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 7, с. 890—898. — *Колаковский А. А.* Ботанико-географическое районирование Лавразии. — Сообщ. АН ГССР, 1978, т. 89, № 3, с. 673—675. — *Колаковский А. А.* Карпологическая классификация некоторых родов колокольчиковых. — Тр. Сухум. бот. сада, 1984, вып. 28, с. 59—86. — *Колаковский А. А.* Типы плодов у колокольчиковых (*Campanulaceae*). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 1, с. 3—11. — *Лазарев Л. В.* Диагнозы таксонов семейства *Campanulaceae* s. str. — В кн.: Цветковые растения. Орджоникидзе: Изд-во гос. ун-та, 1978, с. 78—83. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. Л.: Наука, 1966. 610 с. — *Тахтаджян А. Л.* Колокольчиковые (*Campanulaceae*). — В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981, т. 5 (2), с. 447—461. — *Шулькина Т. В.* Типы жизненных форм и их значение для систематики *Campanula*. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 1102—1113. — *Шулькина Т. В.* Жизненные формы в семействе *Campanulaceae* Juss., их географическое распространение и связь с таксономией. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 2, с. 153—169. — *Шулькина Т. В.* Географическое распространение жизненных форм колокольчиков секции *Campanula* флоры СССР. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, вып. 1, с. 73—87. — *Damboldt J. Campanulaceae*. — In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1978, vol. 6, p. 1—89. — *De Candolle A.* Monographie des Campanulées. Paris, 1830. 384 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Stockholm, 1952. 539 p. — *Feer H.* Beiträge zur Systematik und Morphologie der Campanulaceen. — Bot. Jahrb., 1890, Bd 12, S. 608—621. — *Hedberg O.* Monograph of the genus *Canarina* L. (*Campanulaceae*). — Svensk. Bot. Tidskr., 1961, Bd 2, Hf 1. 61 S. — *Hong De-yuan. Echinocodon* Hong, a new genus of *Campanulaceae* and its systematic position. — Acta Phytotax. Sin., 1984, vol. 22, N 3, p. 181 — 184. — *Lacusič R.* Prirodni sistem populacija i vrsta Roda *Edraianthus* DC. — God. Biol. Inst. Univ. u Sarajevu, 1973, vol. 26. 130 p. — *Morin N.* Systematics of *Githopsis* (*Campanulaceae*). — Syst. Bot., 1983, vol. 8 (4), p. 436—468. — *Schönland S. Campanulaceae*. — In: *Engler A.*, *Prantl K.* Pflanzenfam., 1889, Bd 4, Teil 5, S. 40—70. — *Schulkina T. V.* Significance of life-form characters for systematics, with special reference to the family *Campanulaceae*. — Pl. Syst. and Evol., 1980, vol. 136, p. 233—246. — *Thulin M.* The genus *Wahlenbergia* s. lat. (*Campanulaceae*) in tropical Africa and Madagascar. — Symb. Bot. Upsal., 1975, vol. 21, N 1. 223 p. — *Tutin T. O.*, *Heywood V. H.*, *Burges N. A.* e. a. *Campanulaceae*.— In: Flora Europaea, 1965, vol. 4, p. 74—102.

Сухумский ботанический сад АН ГССР. Получено 17 VII 1985.

SUMMARY

Carpological studies of about 90 % of the *Campanulaceae* genera resulted in establishing of 55 carpological types united into 20 groups. These, in turn were combined into 2 large type categories, axicornous and nonaxicornous *Campanulaceae*. This number also includes nine new, mostly monotypic, genera and some reestablished ones, described by Feyer a century ago. Incomplete character of morphological data preventing from compilation of a phylogenetic system for the whole family, has been pointed out. Certain pattern in geographical distribution of the *Campanulaceae* genera has been established. It shows that axicornoless types have been derived from the tropics and subtropics of Southern hemisphere, whereas axicornous types originated from the Mediterranean mountain Region within the limits of Eurasia, where relict axicornoless endemic, mostly monotypic genera, are concentrated.

УДК 51 : 581.9

Б. И. Сёмкин, Б. С. Петропавловский, А. В. Кошкарев, Л. И. Варченко, Л. А. Усольцева

О МЕТОДЕ МНОГОМЕРНОГО АНАЛИЗА СООТНОШЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ

B. I. SYOMKIN, B. S. PETROPAVLOVSKY, A. V. KOSHKARYOV, L. I. VARCHENKO, L. A. USOLTSEVA. ON THE METHOD OF MULTIDIMENTIONAL ANALYSIS OF THE CORRELATION BETWEEN THE VEGETATION AND ECOLOGICAL FACTORS

Рассматривается метод многомерного анализа для целей прямой ординации растительности по факторам среды. Сущность метода состоит в следующем. Исходные данные приводятся к категоризованному виду для составления матриц попарной сопряженности растительности с каждым из факторов среды. По матрицам сопряженности производится оценка степени односторонней зависимости и взаимозависимости растительности от каждого из факторов среды соответственно по формулам

$$K_0(x;\ y) = I_{xy}/H_y \quad \text{и} \quad K_0(x,\ y) = 2I_{xy}/(H_x + H_y),$$

где H_x, H_y, I_{xy} — информационные функции. Степень совместимости каждой категории растительности с каждой из градаций среды определяется по формуле

$$K_{ij} = 2P_{ij} \Big/ \Big(\sum_i P_{ij} + \sum_j P_{ij} \Big),$$

где P_{ij} — частота совместных встреч i-той категории растительности и j — градации среды. Мера $K_0(x;\ y)$ позволяет выделить те факторы, которые в большей степени влияют на распределение растительности в зависимости от среды, а K_{ij} — дает возможность произвести ординацию категорий растительности по этим факторам. Метод проиллюстрирован на гипотетическом примере и использован для ординации растительности по факторам среды в планетарном масштабе.

Зависимость различных форм растительного покрова от распределения климатических условий в широтном и долготном направлениях исследовали преимущественно на качественном уровне (Brockman-Ierosch, Rübel, 1912, цит. по: Шенников, 1964; Волобуев, 1956; Григорьев, Будыко, 1956; Будыко, 1977; Whittaker, 1975; Риклефс, 1979; Пианка, 1981). Первые попытки оценить связь между типами растительности и климатом с помощью коэффициента корреляции предпринял Д. Л. Арманд (1950). С тех пор корреляцию типов растительности с факторами среды детально не рассматривали, хотя, как отмечал еще П. Грейг-Смит (1967 : 171), нет никаких ограничений, чтобы «. . .не исследовать распределение сообществ в связи с факторами среды точно таким же образом, как и распределение видов». Сложность проблемы, по-видимому, обусловлена двумя причинами.

Во-первых, признаки, характеризующие сообщества или надценотические категории растительности, трудно или вообще невозможно выразить в количественной шкале и приходится пользоваться качественной шкалой, отмечая только наличие или отсутствие признака. В этом случае следует анализировать категоризованные данные как по растительности, так и по факторам среды. При этом возникнет проблема определения частот встречаемости категорий растительности и факторов среды (или их сочетаний), которая не получила сколько-нибудь завершенного решения. Кроме того, математический аппарат для анализа зависимости между многомерными категоризованными данными начал интенсивно создаваться только в последнее время (Аптон, 1982).

Во-вторых, в решении проблемы анализа соотношения растительности с факторами среды возникли трудности методологического порядка. Дело в том, что для экосистем ландшафтного, регионального и планетарного уровней (по терминологии В. Б. Сочавы) в настоящее время еще точно не определены экологические понятия. Неясно, например, что считать средой для растительности регионального и планетарного масштабов. Обычно в указанных случаях используют в качестве среды климатические показатели. Однако очевидно, что для исследования растительности в отличие от исследований геофизических процессов необходимо иметь данные по тепловлагообеспеченности в период вегетации, а так как периоды вегетации резко изменяются по продолжительности и их началу, то необходимо физико-географические данные как-то преобразовать в экологические. Следовательно, существенное отличие географической экологии от физической географии состоит в том, что для исследования экологических процессов необходимо иметь асинхронные данные по факторам среды (данные в период вегетации), а для исследования физико-географических процессов — синхронные. В настоящее время из-за отсутствия экологических данных используют физико-географические, предварительно произведя их асинхронизацию, например рассчитывая эффективную температуру (сумму положительных температур выше 5 или 10 °С) (Хильми, 1966). С экологической точки зрения, при исследовании соотношения растительности и среды в географическом масштабе необходимо использовать данные, которые были получены при определенных условиях, т. е. при гомеостатическом соответствии растительности и среды. Можно допустить, что указанные условия выполнены для всей биосферы (так как в настоящее время в данном масштабе еще не сильно «сдвинуты» зональные типы растительности) и для некоторых заповедников.

В целом можно отметить, что при анализе связи растительности и среды необходимо соблюдать ряд важных условий: 1) корректно применять математические методы; 2) использовать карты растительности и среды одного масштаба и одной степени интеграции контуров; 3) рассматривать только те случаи, когда растительность и среда находятся в гомеостатическом состоянии, что обеспечивает устойчивость частот сочетаний контуров растительности и факторов среды.

В данной статье мы анализируем математический аппарат (в основном меры зависимости) для решения вышеуказанных вопросов, приводим гипотетический пример с целью иллюстрации метода и применение этого метода для установления соотношений растительности и факторов среды в планетарном масштабе.

Меры зависимости

После опубликования C. E. Shannon (1948) работы по теории информации техническая терминология из области связи (информация, энтропия, избыточность и др.) и некоторые математические методы получили широкое распространение в различных отраслях знаний, и в частности в биологии. Существенные результаты при использовании информационных функций и их соотношений были получены в медицинской диагностике (Быховский, Вишневский, 1971) и в физиологии (Красникова, Антомонов, 1970). По-видимому, успех в указанных областях был обусловлен прежде всего тем, что в исследованиях использовали объекты, имеющие высокую степень организованности.

В таксономии (Estabrook, 1967) и экологии (Orloci, 1975) информационные функции применяли в основном в качестве мер взаимозависимости, построенных на мере, предложенной C. Rajski (1961).

После выхода в свет популярной работы Г. Кастлера (1960) и интересной статьи У. Р. Эшби (1966) [1] были предприняты попытки использовать приемы, разработанные в медицинской диагностике, для исследования организации биологических сообществ (Пузаченко, Мошкин, 1969). Следует отметить, что эти авторы существенно преувеличили возможности информационного подхода и противопоставили его статистическим методам. Эшби (1966) высказал

[1] Доклад, прочитанный 8—9 VI 1961 на симпозиуме по принципам самоорганизации в Иллинойском университете (США).

ТАБЛИЦА 1

Информационные функции, меры зависимости и взаимозависимости и их статистические оценки

Мера	Источник	Дисперсия	Источник
$\hat{H}_x = -\sum_i \hat{P}_i \ln \hat{P}_i$	Shannon, 1948; Винер, 1968	$\sigma^2_{\hat{H}_x} = \frac{1}{N}\left(\sum_i \hat{P}_i \ln^2 \hat{P}_i - \hat{H}^2_x\right)$	Miller, Modow, 1954 (цит. по: Wilhm, 1968); Башарин, 1959
$\hat{H}_{xy} = -\sum_i \sum_j \hat{P}_{ij} \ln \hat{P}_{ij}$	Shannon, 1948	$\sigma^2_{\hat{H}_{xy}} = \frac{1}{N} \times \left(\sum_i \sum_j \hat{P}_{ij} \ln^2 \hat{P}_{ij} - \hat{H}^2_{xy}\right)$	
$\hat{I}_{xy} = \hat{H}_x + \hat{H}_y - \hat{H}_{xy}$		$\sigma^2_{\hat{I}_{xy}} = \frac{1}{N} \times \left(\sum_i \sum_j \hat{P}_{ij} \ln^2 \frac{\hat{P}_{ij}}{\hat{P}_i \hat{P}_j} - I^2_{xy}\right)$	Ююкин, Сёмкин, 1979
$\hat{K}_0(X;Y) = \frac{\hat{I}_{xy}}{\hat{H}_y}$	Харкевич, 1973	$\sigma^2_{\hat{K}_0(x;\,y)} = \frac{1}{N\hat{H}^2_y} \times \left(\sum_i \sum_j \hat{P}_{ij} \ln^2 \frac{\hat{P}_{ij}}{\hat{P}_i \hat{P}_j^{[1-\hat{K}_0(x;\,y)]}}\right)$	Сёмкин, Ююкин, 1976
$\hat{K}_0(X,Y) = \frac{2\hat{I}_{xy}}{\hat{H}_x + \hat{H}_y}$	Сёмкин, 1972а, б; Řehak, Řehakova, 1973	$\sigma^2_{\hat{K}_0(x,\,y)} = \frac{1}{4N} \frac{[2-\hat{K}_0(X,Y)]}{\hat{H}^2_{xy}} \times \left(\sum_i \sum_j \hat{P}_{ij} \ln^2 \frac{\hat{P}_{ij}^{\left[\frac{2}{2-\hat{K}_0(x,\,y)}\right]}}{\hat{P}_i \hat{P}_j}\right)$	Сёмкин, 1977; Сёмкин, Наумова, 1981
$\hat{K}_1(X,Y) = \frac{\hat{I}_{xy}}{\hat{H}_{xy}}$	Rajski, 1961	$\sigma^2_{\hat{K}_1(x,\,y)} = \frac{1}{N\hat{H}^2_{xy}} \times \left(\sum_i \sum_j \hat{P}_{ij} \ln^2 \frac{\hat{P}_{ij}^{[1+\hat{K}_1(x,\,y)]}}{\hat{P}_i \hat{P}_j}\right)$	Сёмкин, Ююкин, 1976

мнение, что метод анализа «неопределенностей» Гарнера и Мак-Гилла (Garner, McGill, 1956) дает возможность «измерить и проанализировать степень зависимости между двумя величинами, причем можно даже учесть влияние различных факторов и взаимодействий подобно тому, как это делается в дисперсионном анализе Фишера» (с. 315). Далее Эшби отмечает, что информационный метод является обобщенным статистическим методом, имеющим ряд преимуществ, так как он «приложим к любому произвольно определенному множеству состояний» (с. 315) и «его применение не требует ни линейности, ни непрерывности, ни метричности, ни даже упорядоченности» (с. 315). Из вышеприведенного следует, что Эшби рассматривал информационный анализ как обобщенный статистический метод для определения зависимости между переменными.

С. Кульбак (1967) также использовал информационный подход как статистический метод для проверки гипотез. Однако в экологических исследованиях при оценке зависимости и взаимозависимости информационные методы применяли в основном как детерминистские. Т. Э.-А. Фрей (1970), хотя и признает фитоценоз как многомерную статистическую систему, в своей работе также не проводит статистических оценок мерам. Статистические оценки информативным мерам давали только при проверке гипотез (Juhasz-Nagy, 1967).

Своеобразного принципа в исследовании разнообразия биотических сообществ и в определении зависимости между экологическими параметрами придерживается E. Pielou (1975). Она считает, что дать статистическую оценку

видовому разнообразию, измеряемую функцией Шеннона, практически невозможно, так как с увеличением размера выборки изменяется число видов, т. е. в этом случае нет полной схемы взаимно несовместимых вероятностей событий. Ввиду этого она использует понятие разнообразия выборки и предлагает оценивать разнообразия мерой Л. Бриллюэна (1960). В указанном случае действительно нельзя дать оценку ошибки выборочности мер Шеннона, однако в экологии много задач, в которых анализируемые категории признаков вполне закреплены и не меняются в процессе исследования. Например, в частности, такие задачи решаются при исследовании ординации растительности в зависимости от факторов среды (Петропавловский и др., 1977, 1978). Чтобы избежать ошибок в исследовании зависимости между признаками, необходимо придерживаться схемно-целевого подхода (Сёмкин, Усольцева, 1982). Сущность его состоит в следующем. Исходя из цели исследования и содержательного обсуждения проблемы, производится сбор данных по определенной схеме, согласующейся с дальнейшей математической обработкой данных.

Наиболее часто для оценки зависимости между переменными используют меры односторонней зависимости и взаимозависимости (табл. 1), основанные на комбинациях информационных функций.

Гипотетический пример

С целью иллюстрации применения математических методов для анализа зависимости растительности и факторов среды рассмотрим простой пример. Допустим, что «растительность» F представлена на «карте» четырьмя контурами F_1, F_2, F_3, и F_4 (рис. 1, *а*). Для простоты расчетов рассмотрим три фактора «среды»: X (x_1, x_2, x_3, x_4, x_5), Y (y_1, y_2, y_3, y_4, y_5) и Z (z_1, z_2, z_3, z_4, z_5, z_6), имеющих первые два по 5, а третий 6 градаций. Контуры факторов «среды» представлены также на «картах» такого же «масштаба», как и карта «растительности» (рис. 2, *а—в*). Наложим на приведенные карты регулярную сетку из 500 квадратов (рис. 1, *в*). Попарно совместим карту растительности F с картами факторов среды X, Y, Z и выберем случайно [2] 300 квадратов из 500. Подсчитаем число совместных встреч категорий растительности и каждого из факторов среды для этих 300 квадратов. Результаты представим в виде трех таблиц сопряженностей (табл. 2). На основе этих данных рассчитаем информационные функции, меры зависимости и взаимозависимости и их дисперсии по формулам, приведенным в табл. 1. Результаты расчета даны в табл. 3. Наибольшая зависимость «растительности» наблюдается от факторов X ($K_0(X;\ F)=0.67$) и Z ($K_0(Z;\ F)=0.66$). Эта закономерность сохраняется даже при качественном анализе гипотетических карт растительности и факторов среды (см. рис. 1, 2). Действительно, контуры градаций фактора X в большей степени соответствуют контурам растительности F, чем контурам фактора Y. Этой закономерности удовлетворяют и контуры фактора Z. К аналогичным результатам мы придем, если в качестве мер зависимости будем использовать I_{XF}, I_{YF} и I_{ZF} (табл. 3).

Данные табл. 2 позволяют рассчитать матрицы мер совместимости категорий растительности и градаций факторов среды. Для этой цели используется обобщенная мера Дайса—Брея

$$K_{ij}=\frac{2\hat{P}_{ij}}{\sum_i \hat{P}_{ij}+\sum_j \hat{P}_{ij}},$$

где $\hat{P}_{ij}=n_{ij}\Big/\sum_i\sum_j n_{ij}$, n_{ij} — абсолютные частоты.

Результаты расчета по этой формуле сведены в три матрицы (табл. 4).

После получения матриц мер совместимости ставим следующую задачу: по данным матрицам мер совместимости и трем картам факторов среды X, Y, Z восстановить карту растительности F. Если будет решена указанная задача, то будет решена и проблема прямой ординации растительности по факторам среды. Действительно, например, для двух факторов среды всегда можно рас-

[2] Отбор квадратов можно производить с помощью таблиц случайных чисел.

ТАБЛИЦА 2

Абсолютные частоты совместных встреч категорий растительности и градаций факторов среды

	F_1	F_2	F_3	F_4	Σ
x_1	134	9	0	0	143
x_2	8	52	5	0	65
x_3	0	0	30	7	37
x_4	6	0	4	34	44
x_5	0	0	0	11	11
Σ	148	61	39	52	300

	F_1	F_2	F_3	F_4	Σ
y_1	69	0	0	0	69
y_2	69	42	6	0	108
y_3	16	2	24	7	49
y_4	3	19	4	7	33
y_5	1	0	5	25	31
Σ	158	63	33	39	300

	F_1	F_2	F_3	F_4	Σ
z_1	53	2	0	0	55
z_2	82	4	0	0	86
z_3	8	56	10	0	74
z_4	4	0	4	42	50
z_5	0	0	11	5	16
z_6	0	0	14	5	19
Σ	147	62	39	52	300

ТАБЛИЦА 3

Меры разнообразия, зависимости и их оценки для трех схем

Схема (X, F)	Схема (Y, F)	Схема (Z, F)
$H_X = 1.34 \pm 0.08$	$H_Y = 1.48 \pm 0.06$	$H_Z = 1.64 \pm 0.06$
$H_F = 1.24 \pm 0.06$	$H_F = 1.20 \pm 0.07$	$H_F = 1.24 \pm 0.06$
$H_{XF} = 1.76 \pm 0.12$	$H_{YF} = 2.17 \pm 0.10$	$H_{ZF} = 2.07 \pm 0.10$
$I_{XF} = 0.83 \pm 0.09$	$I_{YF} = 0.50 \pm 0.08$	$I_{ZF} = 0.82 \pm 0.09$
$K_0(X, F) = 0.67 \pm 0.07$	$K_0(Y, F) = 0.42 \pm 0.06$	$K_0(Z, F) = 0.66 \pm 0.07$
$K_0(X, F) = 0.64 \pm 0.06$	$K_0(Y, F) = 0.38 \pm 0.05$	$K_0(Z, F) = 0.57 \pm 0.06$
$K_1(X, F) = 0.62 \pm 0.06$	$K_1(Y, F) = 0.34 \pm 0.05$	$K_1(Z, F) = 0.50 \pm 0.06$

ТАБЛИЦА 4

Меры совместимости контуров растительности и градаций факторов среды для трех схем

	F_1	F_2	F_3	F_4
x_1	0.92	0.09	0	0
x_2	0.08	0.83	0.10	0
x_3	0	0	0.79	0.16
x_4	0.06	0	0.10	0.71
x_5	0	0	0	0.35

	F_1	F_2	F_3	F_4
y_1	0.61	0	0	0
y_2	0.52	0.49	0.09	0
y_3	0.15	0.04	0.59	0.16
y_4	0.03	0.40	0.12	0.19
y_5	0.01	0	0.16	0.71

	F_1	F_2	F_3	F_4
z_1	0.52	0.03	0	0
z_2	0.70	0.05	0	0
z_3	0.07	0.82	0.18	0
z_4	0.04	0	0.09	0.82
z_5	0	0	0.40	0.15
z_6	0	0	0.48	0.14

считать ординационную схему, так как для любого попарного сочетания категорий факторов можно вычислить наиболее вероятную категорию растительности.

Приведем алгоритм восстановления карты растительности F по картам факторов X, Y, Z. Пусть требуется восстановить контур растительности, если даны градации факторов среды (x_1, y_2, z_1). Из табл. 4 определим компоненты трех векторов $\bar{x}_1$, $\bar{y}_2$ и $\bar{z}_1$: $\bar{x}_1=(0.92, 0.09, 0.00, 0.00)$, $\bar{y}_2=(0.52, 0.49, 0.09, 0.00)$ и $\bar{z}_1=(0.52, 0.03, 0.00, 0.00)$.

Произведем следующие алгебраические операции над этими векторами

$$^1/_3(\bar{x}_1+\bar{y}_2+\bar{z}_1) = {}^1/_3\,[(0.92,\ 0.09,\ 0.00,\ 0.00) + (0.52,\ 0.49,\ 0.09,\ 0.00) + (0.52,\ 0.03,\ 0.00,\ 0.00)] = {}^1/_3\,(1.96,\ 0.61,\ 0.12,\ 0.00) = (0.65,\ 0.20,\ 0.04,\ 0.00).$$

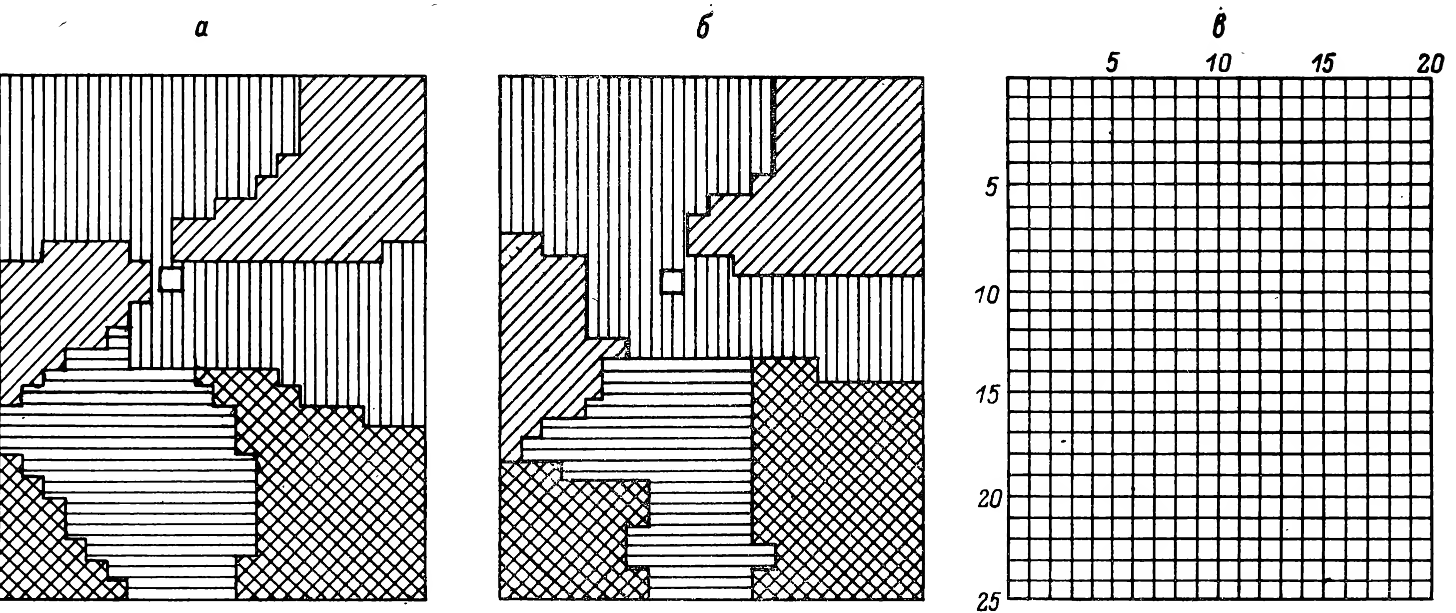


Рис. 1. «Карта» растительности (*а*, *б*) и регулярная сетка (*в*).

а — исходная, *б* — расчетная растительность. *Квадрат* на *а* и *б* — элемент сетки.

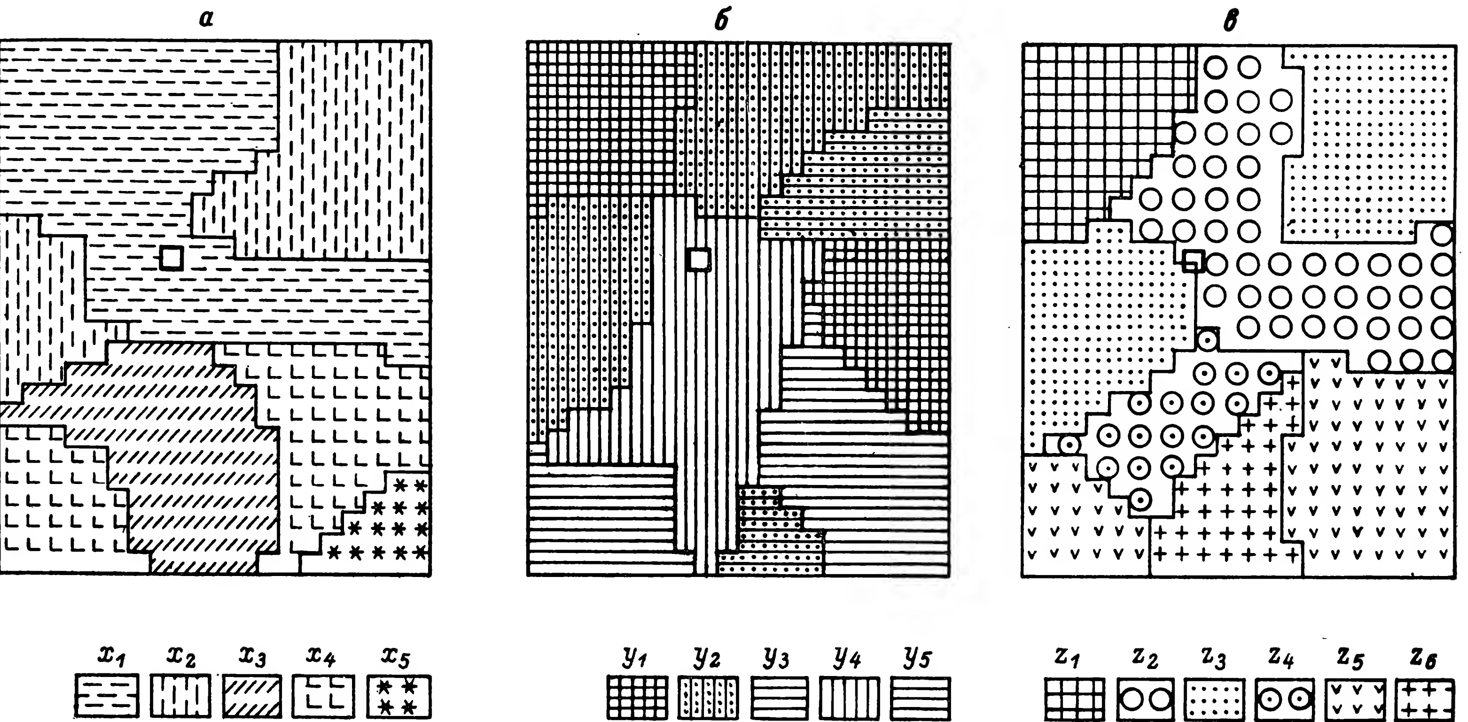


Рис. 2. Факторы «среды».

а — X, б — Y, в — Z,

В результате мы получили четырехкомпонентный вектор, каждая компонента которого обозначает меру совместимости соответствующего контура растительности с указанными факторами среды. В нашем случае наибольшее значение имеет первая компонента вектора (0.65). Следовательно, наиболее вероятный контур растительности, соответствующий градациям среды x_1, y_2, z_1, будет F_1. Значительно меньше мера соответствия (0.20) этих градаций среды контуру растительности F_2. Совместив три карты факторов среды и рассчитав для 500 квадратов наиболее вероятный контур растительности, мы получим восстановленную карту растительности (рис. 1, *б*). Эта карта, как видно из сопоставления рисунков (1, *а* и 1, *б*), достаточно сходна с исходной картой растительности. Наибольшие различия наблюдаются в основном на границах контуров.

Ординация растительности в планетарном масштабе

Рассмотренные методы мы использовали для целей ординации растительности в планетарном масштабе (Петропавловский и др., 1977), при составлении карт эколого-фитоценотических комплексов, расчетной или восстановленной растительности мира (Петропавловский и др., 1982; Петропавловский, 1983), а также для установления зависимости продуктивности растительности от факторов среды по данным биологической продуктивности растительных сообществ (Ефимова, 1976) и построения соответствующих карт.

Здесь мы рассмотрим лишь примеры по составлению ординационной схемы растительности мира по факторам тепловлагообеспеченности и приведем картосхемы расчетной (восстановленной) растительности и сравним их с картосхемами исходной растительности.

Ординационная схема позволяет выделить эколого-фитоценотические комплексы, на основе которых составляется фитоэкологическая карта мира. Эти комплексы — однородные участки суши по сочетанию тепловлагообеспеченности территории и растительному покрову с характерным коэффициентом совместимости растительности — конкретным сочетанием экологических условий. Эти комплексы представляют собой по существу единицы эколого-фитоценотического районирования. Как отметил Сочава (1977), эколого-фитоценотические карты составляются с целью выявления закономерностей распределения пространственной и видовой структуры растительности, а также потенциальной биологической продуктивности в зависимости от некоторых экологических факторов.

Первую корреляционную эколого-фитоценотическую карту территории Азиатской России (М. 1 : 7 500 000) составили в 1977 г. в Институте географии Сибири и Дальнего Востока И. И. Букс, В. Н. Байбородин и Л. С. Тимирбаева под руководством Сочавы. Эта карта выполнена на основе сопоставления границ между распространением подразделений растительности и факторами среды (сумма температур свыше 10° и радиационный индекс сухости). Таким путем «устанавливаются определенные соотношения, и мы имеем дело с корреляцией в этимологическом смысле, не подверженной количественной оценке связи. Более точно корреляционная зависимость выявляется посредством числовой оценки взаимосвязи и вычисления коэффициента корреляции, что оказывается возможным на более высоком уровне информации. В этом случае мы имеем дело с корреляцией в понимании математической статистики» (Сочава, 1977 : 3).

Для нашей работы взяты карты из «Физико-географического атласа мира» (1964): «Растительность», составленная Сочавой, и «Радиационный годовой баланс», разработанная под руководством М. И. Будыко. Использовали картосхемы радиационного индекса сухости для земного шара (Будыко, 1977). На карту растительности накладывали изолинии радиационного баланса годового и радиационного индекса сухости. Кроме того, на карту была нанесена регулярная сеть или сетка квадратов со стороной 0.4 см, что соответствует среднему поперечнику выделов фратрий формаций. Последние были объединены в типы растительности, которым были присвоены свои номера (коды).

В углах квадратов снимали исходную информацию: координаты точек (в прямоугольной системе), типы растительности, представляющие собой

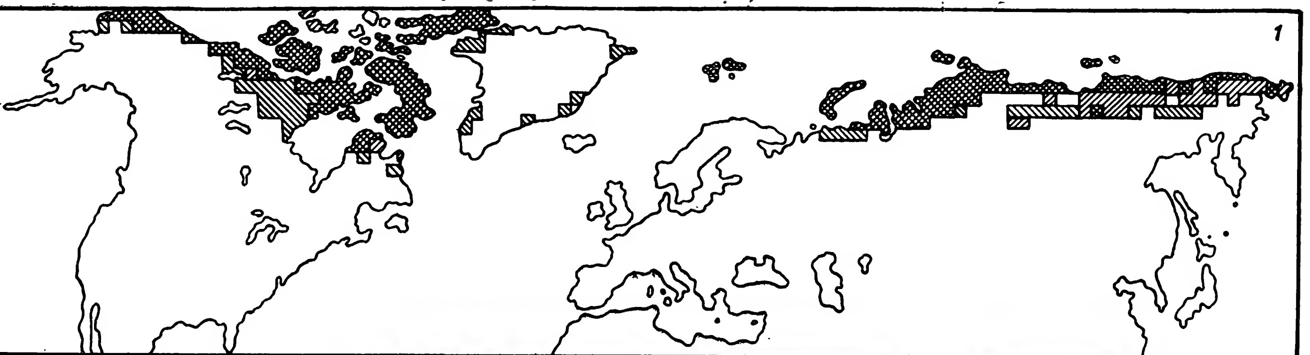
ТАБЛИЦА 5

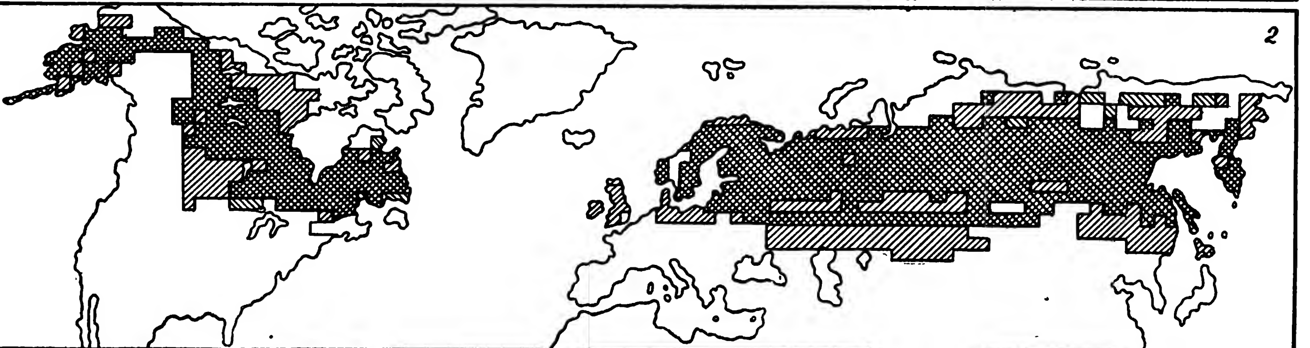
Ординация растительности мира

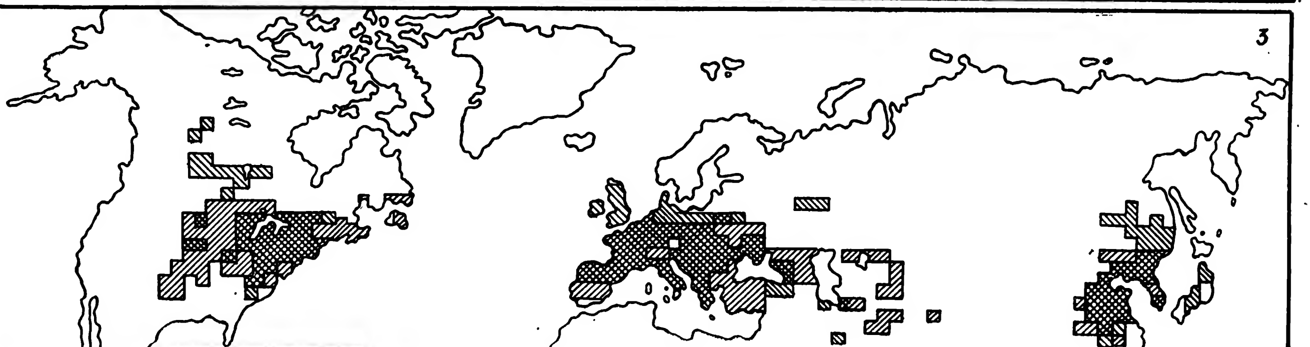
Влагообеспеченность (радиационный индекс сухости)	Очень холодные, до 10	Холодные, 10—20	Умеренно теплые, 20—40	Теплые, 40—60	Очень теплые, 60—80	Жаркие, свыше 80
Крайне недостаточное увлажнение, свыше 3				XIII 6—38 14—18	XVIII 12—58 6—32 11—20	
Недостаточное увлажнение, 2—3			VIII 5—16 6—6	XII 13—12 14—9 6—6	XVII 10—20 11—13 13—13	XXI 10—8
Умеренно недостаточное увлажнение, 1—2			VII 5—45 2—3	XI 3—27 15—19 5—17	XVI 11—42 10—35 4—11	XX 9—24 8—12 10—12
Умеренное увлажнение, 0.7—1.0			VI 5—23 2—23 3—21	X 3—52 4—7	XV 4—58 8—23 9—12	XIX 8—27 9—4 10—4
Влажные, 0.3—0.7		III 7—24 2—16 1—16	V 2—75 1—10	IX 7—8 3—4	XIV 9—5 8—4	
Избыточное увлажнение, до 0.3	I 1—24	II 1—63 7—30 2—8	IV 7—11 2—9 1—5			

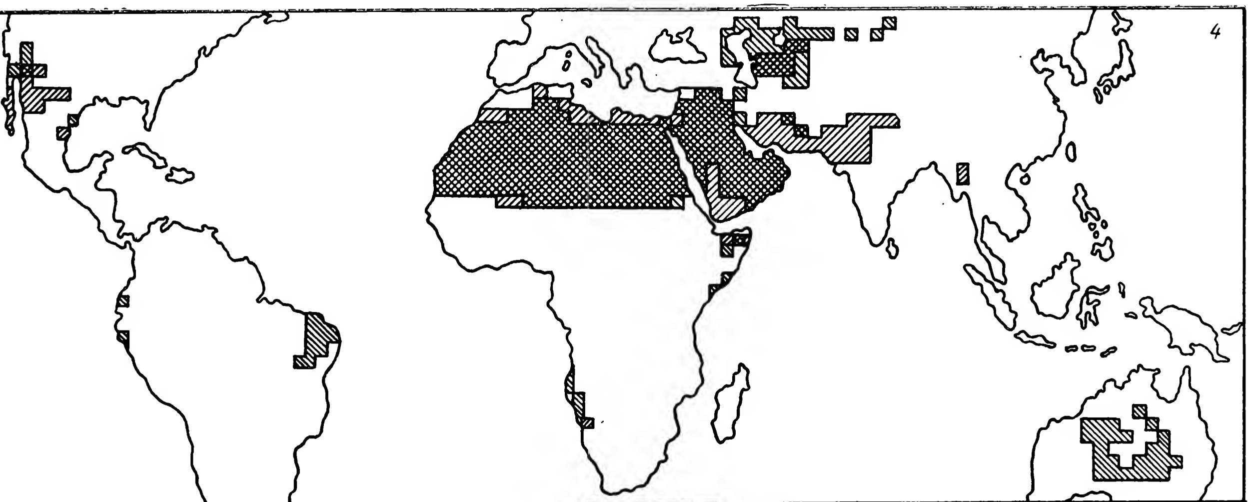
Теплообеспеченность (радиационный баланс, ккал на 1 см^2 в год)

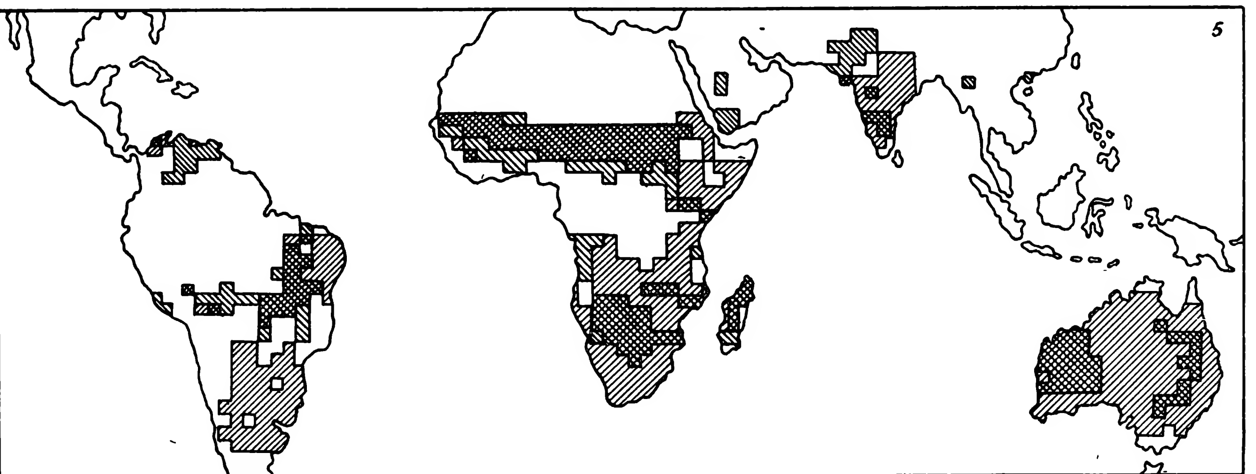
П р и м е ч а н и е. Римскими цифрами обозначены номера эколого-фитоценотических комплексов, арабскими — коды растительности (первая цифра), меры Дайса—Брея, умноженные для удобства на 100 (вторая, после тире). Приведены наиболее характерные типы растительности: *1* — тундры; *2* — бореальная; *3* — неморальная; *4* — кустарниково-древесная субтропическая; *5* — степная; *6* — внетропических пустынь северного полушария; *7* — высокогорная тундрового и бореальных типов; *8* — влажный вечнозеленый тропический лес; *9* — листопадный и вечнозеленый переменно-влажный тропический лес; *10* — тропические сухие (частью склерофильные) леса, ксерофильные; *11* — тропических саванн; *12* — тропических пустынь; *13* — ксерофильная древесно-кустарниковая подтропическая; *14* — внетропических пустынь южного полушария; *15* — широколиственные и хвойно-широколиственные субантарктические леса.


1


2


3





См. продолжение

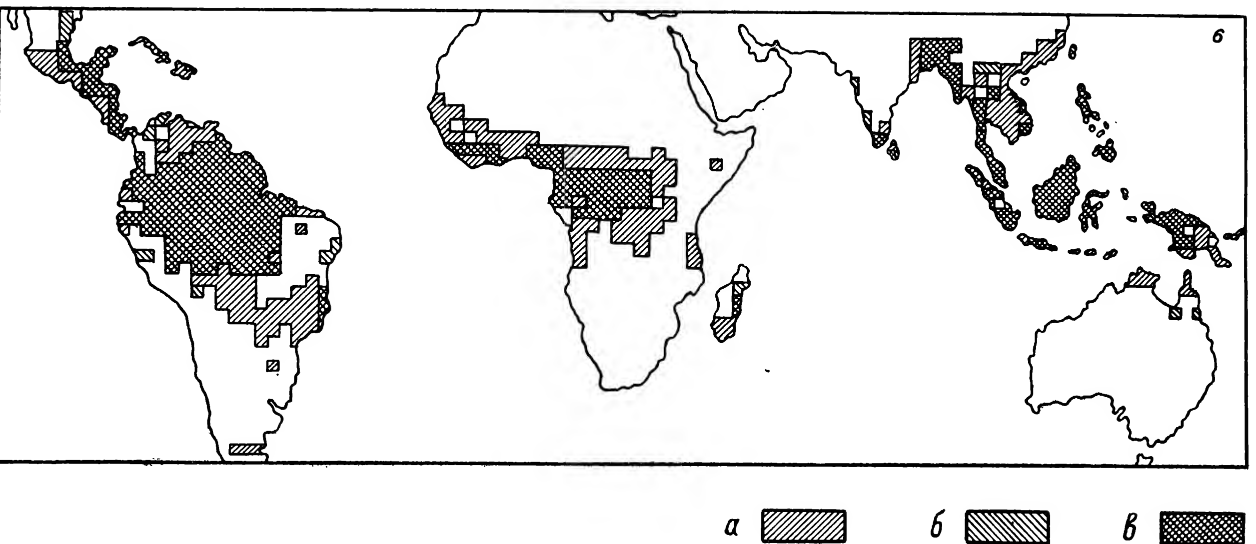


Рис. 3. Сопряженные ЭВМ-карты наиболее распространенных типов растительности мира.

1 — растительность тундры, *2* — бореальная растительность, *3* — неморальная растительность, *4* — растительность пустынь (тропических и внетропических северного полушария), *5* — растительность тропических саванн, *6* — влажный вечнозеленый тропический лес. *а* — исходные контуры типов растительности, *б* — расчетные контуры типов растительности, *в* — наложение исходных и расчетных контуров типов растительности.

объединение классов формаций с присущим ему набором ценотически связанных друг с другом биоморф (Сочава, 1964), и факторы среды. Общий объем точек сбора информации составил 2497. В массив данных были включены следующие факторы среды: радиационный баланс — годовой, в январе и в июле, радиационный индекс сухости, продолжительность безморозного периода, температура воздуха в январе и июле, годовые осадки, испаряемость, испарение.

Данные обрабатывали с помощью ЭВМ ЕС 4030 по алгоритму, приведенному выше, с формированием матриц частот, вычислением коэффициентов Дайса и других мер (Усольцева, 1982). В результате составлена ординационная схема (табл. 5), которая представляет собой табличную форму легенды эколого-фитоценотической карты мира. Эта ординационная схема в принципе аналогична таблице географической зональности А. А. Григорьева и М. И. Будыко (Будыко, 1977), которые отметили, что существует тесная связь географических зон, биомов с радиационным балансом земной поверхности и радиационным индексом сухости. Мы определили эту связь количественно (табл. 5). Из этой таблицы видно, что распределение зональных типов растительности обусловлено определенными сочетаниями тепла и влаги.

По описанному выше алгоритму были составлены ЭВМ-карты расчетной растительности на основании аппроксимации по 10 факторам среды (рис. 3). Подобные карты в идеале должны отражать коренную растительность, не измененную человеком. В действительности полученная карта не вполне соответствует карте коренной растительности, так как при ее построении использовали уже несколько искаженную информацию, а не первичные данные. Кроме того, на достоверность этой карты повлияли недостатки самого метода. Однако достаточно хорошее соответствие контуров некоторых наиболее распространенных типов растительности контурам расчетной (восстановленной) растительности (см. рис. 3) позволяет сделать заключение о применимости данного метода для восстановления крупных контуров растительности по факторам среды. Есть контуры, например контур степной растительности, не восстанавливающиеся данным образом на расчетной карте. Это может быть обусловлено небольшими их размерами или неучетом определяющих эти контуры факторов среды.

Некоторое различие ареалов восстановленной и фактической растительности можно объяснить не только неточностями самого метода, но и существованием зональных экотонов (Walter, Box, 1976), а следовательно, и наложением одних контуров на другие.

Обсуждение результатов

В. И. Василевич (1983) справедливо подверг критике попытки использовать теорию информации для определения «сигнальных» взаимодействий между фитоценозами и средой. Однако он отметил, что «математический аппарат теории информации в принципе ничем не отличается от методов математической статистики по своим возможностям вскрыть материальную основу зависимостей между признаками системы. Тот и другой способны установить тесноту связи, но не могут сказать прямо, чем эти связи вызываются. Методы теории информации, по-видимому, удобнее при изучении зависимостей между качественными признаками, и они успешно применяются для этих целей» (с. 226).

Следует сказать, что на основе информационных функций определяются статистические меры односторонней зависимости и взаимозависимости, имеющие большие преимущества по сравнению с классическими коэффициентами корреляции, корреляционными отношениями и коэффициентом сопряженности. Например, рассматриваемая мера $\hat{K}_0(X, Y)$ удовлетворяет четырем аксиомам:

1) $\hat{K}_0(X, Y)=0$, если X и Y статистически независимы;
2) если X и Y статистически независимы, то $\hat{K}_0(X, Y)=0$;
3) $\hat{K}_0(X, Y)=1$, если X и Y связаны функциональной зависимостью;
4) если X и Y связаны функциональной зависимостью, то $\hat{K}(X, Y)=1$.

Указанным свойствам не удовлетворяет ни один из известных классических коэффициентов связи. В классической статистике в основном использовалось понятие «некоррелированность», однако понятие статистической независимости шире, чем последнее, так как две статистически независимые величины обязательно не коррелированы, но обратное утверждение неверно. Некоррелированные величины могут быть статистически зависимыми.

Меры односторонней зависимости и взаимозависимости некоторые исследователи (Миркин, Розенберг, 1978, 1983) в фитоценологии игнорируют.

В заключение следует отметить, что многомерный анализ, основанный на информационных мерах зависимости и мерах совместимости, вполне пригоден для анализа категоризованных данных и найдет широкое использование при изучении соотношения растительности с факторами среды.

ЛИТЕРАТУРА

Аптон Г. Анализ таблиц сопряженности. М.: Финансы и статистика, 1982. 43 с. — *Арманд Д. Л.* Опыт математического анализа связи между типами растительности и климатом. — Изв. ВГО, 1950, т. 82, № 1, с. 19—50. — *Башарин Г. П.* О статистической оценке энтропии последовательности независимых случайных величин. — Теория вероятностей и ее приложения, 1959, т. 4, № 3, с. 361—364. — *Бриллюэн Л.* Наука и теория информации. М.: Изд-во физ.-мат. литературы, 1960. 392 с. — *Быховский М. А.*, *Вишневский А. А.* Кибернетические системы в медицине. М.: Наука, 1971. 407 с. — *Будыко М. И.* Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 328 с. — *Букс И. И.*, *Байбородин В. Н.*, *Тимирбаева Л. С.* Корреляционная эколого-фитоценотическая карта. М.. 1: 7 500 000. Новосибирск: Наука, 1977. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Винер Н.* Кибернетика или управление и связь в животном и машине. М.: Сов. радио, 1968. 325 с. — *Волобуев В. Р.* Климатические условия и почва. — Почвоведение, 1956, № 5, с. 24—37. — *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 360 с. — *Григорьев А. А.*, *Будыко М. И.* О периодическом законе географической зональности. — ДАН СССР, 1956, т. 110, № 1, с. 129—132. — *Ефимова Н. А.* Карты продуктивности природных растительных покровов континентов. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 12, с. 1641—1656. — *Кастлер Г.* Азбука теории информации. — В кн.: Теория информации в биологии. М.: Изд-во иностр. лит., 1960, с. 9—53. — *Красникова Л. И.*, *Антомонов Ю. Г.* К применению энтропийных мер для анализа импульсной активности нейрона. — В кн.: Биологическая, медицинская кибернетика и бионика, вып. 4. Киев: Изд-во Ин-та кибернетики УССР, 1970, с. 37—50. — *Кульбак С.* Теория информации и статистика. М.: Наука, 1967. 408 с. — *Миркин Б. М.*, *Розенберг Г. С.* Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с. — *Миркин Б. М.*, *Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 133 с. — *Петропавловский Б. С.* Принципы составления корреляционной эколого-фитоценотической карты мира и ее использование с целью оптимального размещения биосферных станций мониторинга окружающей среды. — В кн.: Разработка и внедрение на комплексных фоновых станциях методов биологического мониторинга. Рига: Зинатне, 1983, с. 99—104.— *Петропавловский Б. С.*, *Сёмкин Б. И.*, *Усольцева Л. А.* Ординация растительности по факторам среды в планетарном масштабе. — В кн.: V всес. совещ. по классификации растительности. Новосибирск: Наука, 1977, с. 116—118. — *Петропавловский Б. С.*, *Сёмкин Б. И.*, *Усольцева Л. А.* Опыт изучения устойчивости типов растительности в планетарном масштабе для целей фонового мониторинга окружающей среды. — В кн.: Опыт и методы экологического мониторинга. Пущино: Науч. центр биолог. исслед. АН СССР, 1978, с. 60—63. — *Петропавловский Б. С.*, *Сёмкин Б. И.*, *Усольцева Л. А. и др.* Методика составления корреляционных геоботанических карт: Тез. докл. VII сессии Дальневост. регион. науч. совета по проблеме АН СССР «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Петропавловск-Камчатский: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1982, с. 89—90. — *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с. — *Пузаченко Ю. Г.*, *Мошкин А. В.* Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях. — В кн.: Итоги науки. Медицинская география. М.: ВИНИТИ, 1969, вып. 3, с. 5—74. — *Пузаченко Ю. Г.*, *Скулкин В. С.* Структура растительности лесной зоны СССР. М.: Наука, 1981. 274 с. — *Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979, 424 с. — *Сёмкин Б. И.* Общие принципы введения мер различия, сходства и разнообразия в биоценологии. — В кн.: Принципы и методы экспериментального изучения растительных сообществ. Л.: Наука, 1972а, с. 14—16. — *Сёмкин Б. И.* Об аксиоматическом подходе к определению мер различия и квазиразличия на семействах множеств. — В кн.: Информационные методы в системах управления, измерения и контроля (докл. II Всес. семинара). Т. 1. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1972, с. 208—213. — *Сёмкин Б. И.* Анализ структур фитоценотических данных: Автореф. дис. . . .докт. биол. наук. Тарту, 1977. 48 с. — *Сёмкин Б. И.*, *Наумова В. В.* Использование формулы Фишера для оценки дисперсий мер разнообразия и зависимости. — В кн.: Теория классификаций и анализ данных: Тез. докл. к Всес. конф., ч. II. Новосибирск, 1981, с. 9—11. — *Сёмкин Б. И.*, *Усольцева Л. А.* Об использовании метода анализа разнообразий при исследовании взаимосвязи растительности и среды. — В кн.: Локальный мониторинг растительного покрова. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1982, с. 54—60. — *Сёмкин Б. И.*, *Юкин Н. А.* Общие принципы определения зависимости явлений. — В кн.: Количественные методы в географии. М.: Изд-во МГУ, 1976, с. 8—12. — *Солнцев В. Н.*

Системный подход и математизация в физической географии. — Вестн. МГУ, сер. География, 1975, № 5, с. 3—10. — *Сочава В. Б.* Растительность. — В кн.: Физико-географический атлас мира. М.: Изд-во АН СССР и ГУГК ГГК СССР, 1964, с. 280—283. — *Сочава В. Б.* Предисловие. — В кн.: Эколого-фитоценотические комплексы Азиатской России. Иркутск: Изд-во Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока, 1977, с. 3—4. — *Сочава В. Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979, с. 189. — *Физико-географический* атлас мира. М.: Изд-во АН СССР и ГУГК ГГК СССР, 1964. 298 с.— *Усольцева Л. А.* Применение анализа разнообразия в исследовании иерархической системы «среда—растительность» (методика обработки информации в системе ОС ЕС). Препринт. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1982. 43 с. — *Фрей Т. Э.-А.* Фитоценоз как многомерная стохастическая система: Тр. МОИП, 1970, т. 38, с. 237—247. — *Харкевич А. А.* Теория информации. Опознание образов. Избранные труды. Т. 3. М.: Наука, 1973. 524 с. — *Хильми Г. Ф.* Основы физики биосферы. Л.: Гидрометеоиздат, 1966. 297 с. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.— *Эшби У. Р.* Принципы самоорганизации. — В кн.: Принципы самоорганизации. М.: Мир, 1966, с. 314—343. — *Юкин Н. А., Сёмкин Б. И.* Детерминированные и вероятностные аспекты метода разнообразий в исследовании зависимости явлений. — В кн.: Иерархические классификационные построения в географической экологии и систематике. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 121—130. — *Estabrook F. F.* An information theory for character analysis. — Taxon, 1967, vol. 16, p. 86—97. — *Garner W. R., McGill W. J.* The relation between information and variance analysis. — Psychometrika, 1956, vol. 21, N 1, p. 219—228. — *Juhasz-Nagy P.* On association among plant populations. I. Multiple and partial association: a new approach. — Acta Biol. Debrecina, 1967, vol. 5, p. 43—56. — *Nakahama H., Nishioka S.* Statistical dependency between intervals in neuronal impulse sequences. — J. Theoret. Biol., 1966, vol. 12, N 1, p. 140—146. — *Orloci L.* Multivariate analysis in vegetation research. The Hague: Junk, 1975. 275 p. — *Pielou E. C.* Ecological divervity. N. Y.: Weley, 1975. 166 p.— *Rajski C.* Entropy and metric spaces. — In: Information theory / Ed. by C. Cherry. London: Butterworths, 1961, p. 41—45.— *Řehak J., Řehakova B.* Měřeni statisticke zavilosti nominalnich znaku. — Sociologicky Časopis, 1973, vol. 4, p. 404—417. — *Shannon C. E.* A mathematical theory of communication. — Bell. Syst. Techn. J., 1948, vol. 27, N 3, p. 379—424; N 4, p. 623—656. — *Walter H., Box E.* Global classification of natural terrestrial ecosystems. — Vegetatio, 1976, vol. 32, N 2, p. 73—81. — *Whittaker R. H.* Communities and ecosystems. N. Y., 1975. 385 p. — *Wilhm J. L.* Use of biomass in Shannon's formula. — Ecology, 1968, vol. 49, N 1, p. 153—156.

Тихоокеанский институт географии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 12 V 1985.

SUMMARY

The method of multidimentional analysis aimed at the direct ordination of vegetation according to environmental factors, is considered. The method consists in the following. The initial data are categorized for the compilation of matrices of coupled conjugation of vegetation with each environmental factor. Conjugation matrices are used for the evaluation of the degree of the unilateral relation and inter-relation of vegetation upon each environmental factor according to the formulae:
$K_0(X; Y)=I_{xy}/H_y$ and $K_{0'}(X, X)=2I_{xy}/(H_x+H_y)$, where H_x, H_y, I_{xy} — are information functions, The degree of compatibility of each vegetation category with each environmental gradient is determined by the formula $K_{ij}=2P_{ij}\Big/\left(\sum_i P_{ij}+\sum_j P_{ij}\right)$, where P_{ij} is a frequency of joined meetings of i-category of vegetation and j-gradient of environment. K_0 $(X; Y)$ allows to identify factors which more than others influence the distribution of vegetation depending on the environment, whereas K_{ij} facilitates the ordination of vegetational categories according to these factors. The method has been illustrated by hypothetic example and used for the ordination of vegetation by the environmental factors to a planetary scale.

УДК 005 : 581.47 : 582.992

М. С. Боч

О КЛАССИФИКАЦИИ БОЛОТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (НА ПРИМЕРЕ СФАГНОВЫХ ТОПЕЙ СЕВЕРО-ЗАПАДА РСФСР)

M. S. BOCH. ON THE CLASSIFICATION OF MIRE VEGETATION (AS EXAMPLIFIED BY SPHAGNUM BOGS OF THE NORTH-WEST OF RSFSR)

Рассмотрены основные проблемы классификации болотной растительности: отсутствие специфических жизненных форм, вариабельность, разные вагляды на понятие «болото». На примере растительности сфагновых топей болот Северо-Запада РСФСР дана ее классификация с использованием флористического принципа. Выделены 3 ассоциации: Cuspidato—Scheuchzeritum palustris, Cuspidato—Caricetum rostrate, Cuspidato—Caricetum lasiocarpae, а в их пределах — субассоциации по доминантам мохового яруса.

При классификации болотной растительности возникает ряд трудностей, обусловленных следующими ее особенностями.

1. Болотная растительность в отличие от луговой, лесной и других типов внешне очень разнообразна, так как эдификаторами ее являются растения различных жизненных форм: деревья, кустарники, кустарнички, травы, мхи. Даже в пределах одного небольшого района можно встретить болотные сообщества с господством как деревьев (сосняки, березняки, ольшаники) и кустарников (ивняки), так и трав (осочники, хвощатники) и мхов (сфагновые сообщества), поэтому очень часто лесные болота рассматриваются в системе классификации лесной растительности, травяные — луговой, кустарничковые — тундровой и лишь сфагновые безлесные сообщества всеми признаются как бесспорно болотные.

2. Нет единого понимания объема и содержания понятия «болото», и отсюда — отсутствие определенных критериев при разграничении болотной и неболотной растительности, что и приводит часто к рассмотрению первой в ранге лесов, лугов и прочих типов.

3. Широкое географическое распространение болот, встречающихся во всех природных зонах: от крайнего севера до тропиков, и поэтому крайнее несходство их растительности не только по жизненным формам, но и по флористическому составу.

4. Болотная растительность характеризуется высокой вариабельностью из-за широких трофических и гидрологических градиентов. В ней имеются как сообщества крайне сухих местообитаний (торфяных бугров, высоких кочек), так и полуводные, крайне олиготрофные (pH 2.6) и эвтрофные (pH > 7.0). Особенности болотной среды обитания обусловливают мозаичный или комплексный характер болотной растительности, а также ее полидоминантность.

5. Наличие среди эдификаторов и доминантов болотных сообществ довольно значительного числа фитоценотически замещающих видов, например *Carex rostrata* и *C. lasiocarpa*, *C. appropinquata* и *C. diandra*, гидрофильных бриевых мхов (родов *Calliergon*, *Campylium*, *Scorpidium* и др.), сфагновых мхов мочажин (*Sphagnum cuspidatum*, *S. majus*, *S. balticum* и др.). Сообщества с доминированием видов каждой такой пары или группы по структуре и по флористическому составу не отличаются друг от друга, за исключением видовой принадлежности доминанта, и поэтому их разделение по доминанту не имеет никакой экологической, сукцессионной и прочей информации.

6. Слабая изученность болотной растительности СССР, несмотря на огромные площади болот (175 млн га).

Основными подходами к классификации болотной растительности как в СССР, так и за рубежом являются эколого-физиономический, доминантный и флористический. Первый из них широко применялся в начале столетия, когда болотоведение как наука находилось в стадии становления. Однако и до сих пор ряд исследователей (Брадис, 1963, 1968; Пьявченко, 1974; Тюремнов, 1976) за основу разделения болотной растительности принимают степень богатства местообитаний, различая олиготрофные, мезотрофные и эвтрофные классы (или типы) растительности. Этот же принцип для выделения определенных синтаксонов использовал и Ю. Д. Цинзерлинг (1938), который был автором первой классификации растительности болот СССР.

Как правило, этот подход не основывался на конкретных анализах степени богатства воды и почвы, а заключения об отнесении растительности к той или иной группе трофности давались визуально. Учитывая отсутствие данных по экологии растительных сообществ для многих районов СССР, а также изменение у некоторых растительных сообществ экологической амплитуды в пределах разных природных зон, признак — степень богатства местообитаний — во главу классификационных подразделений помещать не следует, а можно употреблять его лишь при характеристике синтаксонов различных рангов. В большинстве работ отечественных авторов по классификации болотной растительности широко использован доминантный подход с применением синтаксонов, принятых в этой системе: тип растительности, класс, формация ассоциация.

Число опубликованных работ в целом по этой тематике весьма незначительно. Среди них можно отметить те, в которых имеются классификационные схемы и таблицы описаний, это работы И. Д. Богдановской-Гиенэф (1927, 1928), Г. А. Благовещенского (1936), Н. Я. Каца (1939), А. А. Корчагина (1940), В. Д. Лопатина (1949), Т. Г. Абрамовой (1951), В. В. Мазинга (1958), Т. К. Юрковской (1959, 1964), Е. А. Романовой (1961), В. П. Денисенкова (1963), Г. Г. Ямпольской (1965), М. С. Боч и Н. Г. Солоневич (1972), М. С. Боч и В. И. Василевича (1980), М. С. Боч с соавторами (1980), Ю. Страздайте и Д. Тауринскайте (1983). Такое ограниченное число работ этого плана объясняется отсутствием интереса к данной тематике в послевоенный период, а также ограниченным объемом большинства статей, не содержащих табличного материала. Доминантная классификация растительности болот разрабатывалась в основном на примерах северо-запада европейской части СССР и Украины. Наряду с «устойчивыми», широко распространенными и разнообразно представленными синтаксонами она включала очень много ассоциаций с различными, часто неповторяющимися комбинациями видов, теряющими экологическое содержание.

Флористический подход по принципам школы Браун-Бланке основан на учете всего видового состава фитоценозов при выделении синтаксонов. Он широко применяется в ряде западно-европейских стран (ФРГ, Польше, Чехословакии, Румынии, Югославии, Франции, Швейцарии и др.), где опубликовано большое число статей, посвященных классификации растительности, в том числе и болотной. За последние годы появились и крупные сводки по болотной растительности северо-запада Европы (Dierssen, 1982) и Чехословакии (Rybniček e. a., 1984). В системе классификации по Браун-Бланке болотная растительность отнесена к 4 классам: Phragmitetea, Scheuchzerio—Caricetea fuscae, Oxycocco—Sphagnetea, Alnetea glutinosae. Каждый класс разделен на несколько порядков, включающих 2—3 союза, в пределах которых выделяются ассоциации и подчиненные им субассоциации, варианты и фации. Система высших синтаксонов для перечисленных 4 классов достаточно постоянна и общепринята фитоценологами данной школы. Что же касается ассоциаций и более мелких единиц, то здесь единства взглядов нет, и почти каждый автор классифицирует ассоциации по-своему, приводя, однако, синонимику по каждому синтаксону. Положительными моментами флористического подхода данной школы являются использование при выделении синтаксонов наряду с доминантами эколого-ценотических групп видов, а также определенность описываемых таксонов, имеющих набор постоянных признаков и типовые авторизованные описания. По мнению R. Tüxen (1937), выделение ассоциаций по всему флори-

стическому комплексу, а не только по доминантам способствует получению более цельных таксонов, сходных флористически и социологически, что особенно важно для маловидовых сообществ, характерных для болот, ибо учет в них всего флористического состава дает больше информации, чем один доминант. Для отечественных геоботаников использование данного метода затруднено из-за незнания признаков его высших таксономических единиц, выделение которых основано на изучении всего растительного покрова болот страны, а также из-за очень широкого объема ассоциации, принимаемого системой данной школы. Так, следуя этой системе, Т. Л. Андриенко и Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1983) для обширного региона Украинского Полесья выделили всего три ассоциации: Eriophoretum vaginati, куда вошли все олиготрофные сфагновые сообщества; Caricetum lasiocarpae, объединившей мезотрофные сфагновые сообщества, и Caricetum omskianae, состоящей из эвтрофных сообществ. Такие синтаксоны, по мнению самих авторов, на несколько порядков выше общепринятых у нас ассоциаций и соответствуют в нашем понимании классу формаций.

Для большей экологической выразительности в системе Браун-Бланке широко применяется выделение субассоциаций по сфагновым мхам-эдификаторам, которые используются как индикационные виды возрастающего ряда богатства почвы. Разнообразие же доминантов травяного яруса в пределах ассоциации учитывается при выделении фаций (Dierssen, 1982).

Работы советских авторов по классификации болотной растительности по Браун-Бланке немногочисленны (Андриенко, 1981; Андриенко, Шеляг-Сосонко, 1983; Огуреева, 1981).

Флористический подход к классификации растительности может быть и несколько иным, нежели применяемый школой Браун-Бланке, а именно с использованием, как у последователей этой школы, для выделения синтаксонов не только доминирующих, но и дифференциальных видов, однако в рамках общепринятых таксономических единиц: типов, классов, формаций и др. (Боч, Василевич, 1980; Боч и др., 1980).

Вернемся теперь к самому понятию «болото», которое и ограничивает болотную растительность. Существуют формальные критерии болота, например наличие слоя торфа глубиной не менее 30 см в неосушенном виде (Тюремнов, 1976). Другие критерии предусматривают для болот комплекс признаков: обильное увлажнение, специфическую растительность, торфообразование. По Кацу (1971), к болотам относятся вообще все мокрые земли, включая солончаки и даже водоемы. В последнее десятилетие было сформулировано основное отличие болотных экосистем от неболотных: аккумуляция части продукции органического вещества в виде торфа, тогда как в других экосистемах этот процесс отсутствует (Moor, Bellamy, 1974; Боч, Мазинг, 1979). Часть болотоведов считают торф обязательным компонентом болот (Т. Г. Абрамова, Е. М. Брадис, Е. А. Галкина, В. Д. Лопатин, Е. А. Романова, С. Н. Тюремнов), другие же допускают, что существуют болота и без торфа (И. Д. Богдановская-Гиенэф, Н. Я. Кац, А. А. Ниценко, Н. И. Пьявченко). По моему мнению, маломощность торфяного слоя или его отсутствие могут быть обусловлены молодым возрастом болота и различными экзогенными причинами, препятствующими большему накоплению торфа или разрушающими его. Однако растительность при этом может быть болотной, что дает основание считать данный участок болотом. Если же участок переувлажнен, но не имеет болотной флоры, то называть его болотом не следует. Флористический критерий является наиболее надежным признаком для отличия болотной растительности от лесной, луговой и прочей. Независимо от мощности отложенного торфа на болотах существует комплекс условий, характерных для болот: повышенная влажность почв, низкие температуры корнеобитаемого слоя и высокие — поверхности почвы, анаэробность, связанная с застойностью или слабой проточностью, быстрое нарастание мохового покрова (на моховых болотах). Это обусловливает определенную сезонную ритмику (более позднее наступление и раннее окончание всех фенофаз по сравнению с суходольной растительностью), низкую продуктивность, незначительный прирост растений. Реакцией на эти условия среды является поселение видов, приспособленных к ним, т. е. болотных. По наличию этой группы и можно различать болотные сообщества от неболотных.

Другим спорным вопросом болотоведения является типологический состав болотной растительности: монотипна она или политипна. Часть геоботаников рассматривают болотную растительность как единую, т. е. монотипную (Е. М. Брадис, О. Л. Лисс, Т. К. Юрковская и др.), другие — как политипную, т. е. состоящую из нескольких типов (Ю. Д. Цинзерлинг, А. А. Ниценко, Е. А. Галкина, Т. Г. Абрамова, Е. А. Романова, А. Ф. Бачурина, М. С. Боч и др.) Обзор этой проблемы был дан мною ранее (Боч, 1974). Цинзерлинг (1938) разделил болотную растительность на 9 типов по биоморфам эдификаторов, это деление было широко принято большинством отечественных болотоведов и используется ими в настоящее время. Мною (Боч, 1974) было проведено уточнение этих типов на основе доминирующих экобиоморф и выделены 8 типов, причем часть типов Цинзерлинга была упразднена и предложены новые. Учитывая ряд критических замечаний по предложенным типам, я предлагаю следующий новый вариант высших таксономических единиц болотной растительности:

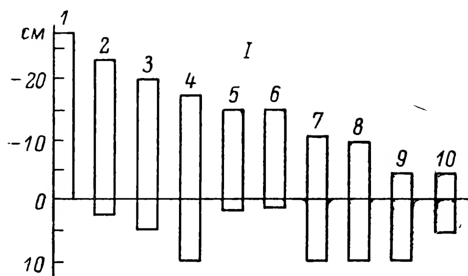
Группа типов болотной растительности (Paludion). Типы: древесный (Paludilignosa), кустарниковый (Paludifruticosa), кустарничковый (Paludifruticulosa), травяной (Paludiherbosa), моховой (Paludibryosa).

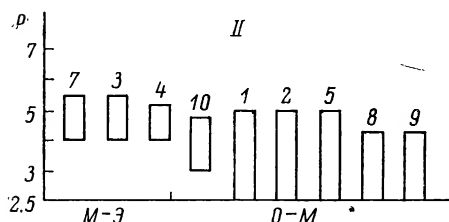
Ни один из этих типов по жизненным формам не является специфически болотным, так как даже заросли гидрофильных трав характерны не только для болот, но и для водоемов и вообще любых сырых мест, а ковры гидрофильных мхов встречаются и в лесу, и на сплавинах озер, в горах и т. п. Но специфика болотной растительности и заключается в ее политипности, обусловленной сильно варьирующим характером местообитаний болот. К тому же болотная растительность неоднородна и по генезису и сложилась в голоцене из видов разных флорогенетических комплексов, находящихся еще в стадии приспособления друг к другу (Богдановская-Гиенэф, 1946). Отметим, что политипность присуща не только болотной, но и тундровой растительности (Александрова, 1979).

Среди зарубежных болотоведов также имеются сторонники подобных подходов. Классик болотоведения H. Osvald (1923) различал на болотах несколько физиономически разных формаций (Parvo- и Nanolignosa, Aquiherbosa и др.), т. е. типов, в нашем понимании. H. Passarge (1966) предлагает следующие высшие синтаксоны систематики ценозов для болот: Silvosa, Fruticosa, Nanolignosa, Herbosa, Caespitosa, Hydrosa. Напомним, что в системе Браун-Бланке болотная растительность распределена на 4 класса. Выделение на болотах нескольких типов растительности необходимо для отражения ее генетического, физиономического и экологического разнообразия, обусловливающего различия в составе, структуре и биологических особенностях болотных сообществ.

Одной из основных единиц отечественной классификации растительности является формация, объединяющая сообщества с одним и тем же эдификатором. Однако на болотах особенно часто эдификаторы сообществ имеют широкую экологическую амплитуду, поэтому ассоциации одной формации могут иметь между собой сходства меньше, чем с таковыми другой формации. С другой стороны, в роли эдификаторов и доминантов часто выступают виды, несущие сходную экологическую информацию: например *Sphagnum majus* и *S. cuspidatum*,[1] *Scheuchzeria palustris* и *Carex limosa* и др. Формально сообщества с господством каждого из этих видов следовало бы отнести к соответствующей формации, но никакой экологической и фитоценотической разницы между формациями каждой такой пары не будет, кроме доминирования соответствующего вида. Очевидно, такие формации отдельно выделять не следует, а надо рассматривать их вместе. Как пример такого подхода разберем формацию, объединяющую сообщества топяных местообитаний сфагновых болот. Их эдификаторами являются 10 видов сфагновых мхов: гипергидрофильные *Sphagnum cuspidatum*, *S. majus*, *S. jensenii*, *S. balticum*, *S. riparium*, *S. obtusum*, *S. tenellum*, *S. lind-*

[1] Эти виды являются географически замещающими, но в пределах северо-запада РСФСР их ареалы значительно перекрываются, а экология их сходна.





Амплитуды местообитаний сфагновых мхов.

I — по влажности (*ось ординат* — уровень стояния воды, см), *II* — по кислотности (*ось ординат* — pH). *1* — *Sphagnum angustifolium*, *2* — *S. fallax*, *3* — *S. riparium*, *4* — *S. jensenii*, *5* — *S. balticum*, *6* — *S. tenellum*, *7* — *S. obtusum*, *8* — *S. majus*, *9* — *S. cuspidatum*, *10* — *S. lindbergii*.

bergii[2] и мхи менее увлажненных местообитаний *S. angustifolium* и *S. fallax*. По имеющимся литературным (Буш, Аболинь, 1968; Сокол, 1978) и собственным данным (Боч, Кузьмина, 1985), амплитуды местообитаний этих мхов по влажности и богатству в значительной степени перекрываются (см. рисунок). По градиенту влажности перечисленные виды образуют непрерывный ряд и при уровнях воды от 0 до —10 см встречаются все. По градиенту богатства питательными веществами эти виды еще более однообразны и относятся к олиготрофно-мезотрофным (О—М), кроме *S. riparium*, *S. jensenii* и *S. obtusum*, которые мезо-эвтрофны (М-Э), но в пределах амплитуды pH 4—5 и эти мхи перекрываются с видами первой группы (см. рисунок).

Итак, 10 видов сфагновых мхов на болотах Северо-Запада могут быть эдификаторами сообществ, в которых совершенно сходные условия питания и влажности, т. е. экологически (или фитоценотически) замещающими видами. С географических позиций внимания заслуживает лишь северный *S. lindbergii* и западный *S. tenellum*, находящиеся в регионе близ границ их ареалов. Травяной ярус в сообществах рассматриваемых 10 видов образуют несколько видов-доминантов, перечисленных в табл. 1, где показана (по 4-балльной шкале) частота их содоминирования с соответствующими видами мхов, рассмотренная на примере выборки из 409 описаний. Из таблицы видно, что 7 видов трав содоминируют с 10 видами мхов, правда, оказывая предпочтение ряду видов, иногда совпадающее (например, у *Carex rostrata*, *C. limosa* и *C. lasiocarpa* к *Sphagnum fallax* или у *Scheuchzeria palustris* к *Sphagnum majus*, а у *Eriophorum vaginatum* — *Sphagnum angustifolium*). Несколько особняком стоят *Menyanthes trifoliata* и *Comarum palustre*, которые хотя и содоминируют с *S. obtusum* и *S. riparium*, с которыми не встречаются (в качестве доминантов) другие перечисленные здесь виды, но более часто все же предпочитают *S. fallax* и *S. angustifolium*.

Для выражения экологического и фитоценотического единства сфагновых мочажинных сообществ предлагается рассматривать их в формации Sphagneta Cuspidatae coll., объединяющей сообщества сфагновых мхов секции *Cuspidata*. Список синтаксонов формации приводится ниже.

П е р в а я ассоциация этой формации — Cuspidato—Scheuchzerietum palustris — соответствует широко известной и хорошо описанной в литературе ассоциации Cuspidato—Scheuchzerietum palustris (Tx. 1937) PRSG et Tx. 1958, но имеющей более 20 синонимов (Caricetum limosae Br.-Bl. 1921; Osvald 1923 em Dierssen, 1982; Scheuchzerietum palustris Tx. 1937; Sphagnoso—Caricetum limosae PRSG 1978 и др.). Она включает сообщества шейхцерии, *Carex limosa*, *Rhynchospora alba* и сфагновых мхов *S. cuspidatum*, *S. majus*, *S. recurvum* (=*S. fallax*), *S. lindbergii*, *S. obtusum*. Характерные виды ассоциации: *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris*.

Из табл. 2 видно, что эту ассоциацию, помимо характерных видов, объединяют виды группы *Rhynchospora alba* и большая группа Oxycoccus, включающая пушицу и болотные кустарнички. Очевидно, эта группа типична вообще для всех сфагновых сообществ. Напротив, группа Empetrum, состоящая из мо-

[2] Последние 2 вида редки на Северо-Западе и встречаются как примесь к другим видам сфагнов, но иногда выступают и как эдификаторы.

ТАБЛИЦА 1

Частота совместного доминирования видов травяного и мохового ярусов сфагновых топей болот Северо-Запада

Виды сосудистых растений — доминантов сфагновых топей	Виды сфагновых мхов — эдификаторов топей										Всего описаний
	S. angustifolium	*S. fallax*	*S. balticum*	*S. majus*	*S. cuspidatum*	*S. jensenii*	*S. lindbergii*	*S. tenellum*	*S. obtusum*	*S. riparium*	
Eriophorum vaginatum	3	2	2	1	+	+	+	+	—	—	137
Scheuchzeria palustris	—	1	2	3	2	1	+	+	—	—	70
Carex limosa	—	3	1	2	2	+	+	—	—	—	68
C. rostrata	3	3	2	+	—	+	—	—	—	+	56
C. lasiocarpa	1	3	2	1	1	+	—	—	—	—	40
Menyanthes trifoliata	3	3	—	2	—	1	—	—	2	1	26
Comarum palustre	3	3	—	—	—	—	—	—	+	—	26

Примечание. Цифрами и знаком «плюс» обозначена совместная встречаемость в баллах (в 1—5 % описаний с данным доминантом +, 6—10 — 1, 11—30 — 2, >30 — 3). Знак «минус» означает отсутствие совместного доминирования.

рошки и более сухолюбивых кустарничков, а также *Sphagnum fuscum*, в этой ассоциации почти не выражена. Несмотря на видовое однообразие, сообщества ассоциации отличаются друг от друга по доминированию одного из трех видов травяного яруса: *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris*, *Eriophorum vaginatum*. Экологические амплитуды у этих видов более широкие, чем у мхов, и *Carex limosa* и представители рода *Scheuchzeria* могут рассматриваться как экологически замещающие виды. *Eriophorum vaginatum* несколько отличается от них, предпочитая меньшую увлажненность местообитаний. Сообщества с доминированием каждого из упомянутых видов мы рассматриваем вслед за западноевропейскими фитоценологами в ранге фации, поскольку этот термин ими принят и нового вводить не стоит. Доминирование мхов используется для выделения субассоциаций, так как их виды более узко, чем сосудистые растения, индицируют характер изменения влажности и степени богатства почвы, хотя, как было показано выше, амплитуды их по этим факторам сильно перекрываются.

В данной ассоциации можно выделить 6 субассоциаций (табл. 2). Dierssen (1982) выделяет для северо-запада Европы 7 субассоциаций: с *Scorpidium* и сфагнами: *S. lindbergii*, *S. obtusum*, *S. pulchrum*, *S. fallax*, *S. cuspidatum*, *S. majus*. Наиболее часто встречаются субассоциации с *S. lindbergii*, *S. cuspidatum* и *S. majus*. Как видно, на территории СССР спектр субассоциаций несколько иной: *S. lindbergii* и *S. pulchrum* крайне редки, а преобладают *S. angustifolium* и *S. balticum*, явно не характерные для болот Западной Европы, и лишь *S. cuspidatum* и *S. majus* везде сохраняют свои активные позиции. В данном случае спектр субассоциаций хорошо отражает географические особенности ассоциации. В целом ассоциация олиготрофна или слабо мезотрофна. В советской литературе встречаются многократные описания данной ассоциации, рассматриваемой в ранге формаций Sphagneta maji, S. baltici, S. cuspidati и т. п. Каждое сочетание видов-доминантов мохового и травяного ярусов выделяется как особая ассоциация, хотя, как видно из рисунка и табл. 2, все они почти ничем не отличаются, кроме доминирования экологически замещающих видов. Объединение их в ранге одной ассоциации лишь подчеркивает их экологическую и ценотическую общность. Интересно отметить, что еще в 1922 г. Кац при классификации болотной растительности выделял фации по доминантам травяно-кустарничкового яруса в пределах сфагновой ассоциации (Ledum-фация, Eriophorum-фация и др.). Сходный принцип применяли Андриенко (1981) и Г. Н. Огуреева (1981).

Вторая ассоциация формации Cuspidato—Caricetum rostratae (=Caricetum rostratae Rübel 12 ex Osvald 23 emend) (табл. 3). Она представляет собой переходную к ассоциации Cuspidato—Caricetum lasiocarpae, слабо мезотрофна. Характерным видом является *Carex rostrata*. Здесь сохраняются группа

ТАБЛИЦА 2

Диагностическая таблица ассоциации Cuspidato—Scheuchzerietum palustris (Tx. 1937) PRSG et Tx. 1958

Субассоциации: Sphagnetosum angustifolii (11), S. fallacis (1, 6, 12), S. baltici (2, 7, 13), S. maji (3, 8, 14), S. cuspidati (4, 9, 15), S. jensenii (5, 10, 16)

Фация	*Carex limosa*					*Scheuchzeria palustris*					*Eriophorum vaginatum*					
№ субассоциации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Число описаний	29	5	17	14	3	9	18	22	16	5	60	24	34	11	6	2
Число видов	35	20	21	16	13	17	21	20	17	22	48	50	33	20	17	11
Уровень воды, см	−1	+1	+50	+50	+1	+3	+1	+3	+2	+3	−5	+1	+2	+2	+2	−10
	−20	−6	−5	−5	−5	−18	−18	−15	−14	−10	−28	−20	−25	−10	−8	−20
Характерные виды ассоциации																
Carex limosa	V_1	V_2	V_2	V_2	V_1	III_1	II_1	III_1	$+_1$	III_1	$+_1$	III_1	III_1	IV_1	II_1	—
Scheuchzeria palustris	V_1	V_1	IV_1	IV_1	III_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2	I_1	III_1	III_1	IV_1	IV_1	—
Группа Rhynchospora																
Rhynchospora alba	II_1	II_1	IV_1	II_1	V_1	III_1	II_1	I_1	III_1	II_1	$+_1$	II_1	II_1	II_1	II_1	—
Drosera anglica	II_1	III_1	III_1	II_1	—	III_1	II_1	II_1	III_1	$+_1$	$+_1$	$+_1$	II_1	II_1	IV_1	—
Группа Oxycoccus																
Oxycoccus palustris	V_1	V_1	II_1	III_1	III_1	V_1	V_1	V_1	V_1	V_1	V_1	V_1	V_1	V_1	V_1	V_1
Eriophorum vaginatum	III_1	III_1	III_1	II_1	III_1	V_1	IV_1	III_1	II_1	V_1	V_2	V_2	V_2	V_2	V_2	V_2
Chamaedaphne calyculata	III_1	V_1	II_1	II_1	III_1	IV_1	V_1	V_1	IV_1	III_1	V_1	V_1	V_1	V_1	V_1	V_1
Andromeda polifolia	III_1	V_1	III_1	II_1	V_1	V_1	III_1	V_1	III_1	IV_1	V_1	V_1	V_1	V_1	V_1	V_1
Drosera rotundifolia	II_1	III_1	II_1	$+_1$	V_1	III_1	III_1	II_1	II_1	III_1	III_1	III_1	III_1	III_1	II_1	IV_1
Sphagnum magellanicum	III_1	V_2	I_1	I_1	—	III_1	IV_1	III_1	I_1	$+_1$	V_2	III_2	V_2	IV_1	IV_1	—
Группа Empetrum																
Empetrum nigrum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III_1	I_1	$+_1$	—	—	—
Ledum palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	II_1	I_1	$+_1$	—	—	—
Vaccinium uliginosum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I_1	$+_1$	—	—	—	—
Rubus chamaemorus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III_1	II_1	III_1	+	—	—
Sphagnum fuscum	—	—	—	—	—	—	II_1	—	—	—	III_2	II_1	II_1	$+_1$	—	IV
Дифференциальные виды субассоциации																
d_{11} *S. angustifolium*	I_1	—	—	—	—	—	—	+	—	III_1	V_4	II_1	I_1	$+_1$	$+_1$	$+_3$
$d_{1, 6, 12}$ *S. fallax*	V_5	—	—	—	—	V_5	—	—	—	—	$+_1$	IV_4	—	—	—	—
$d_{2, 7, 13}$ *S. balticum*	—	V_5	$+_1$	$+_1$	—	—	V_5	$+_1$	$+_1$	—	$+_1$	I_1	V_4	—	II_1	—
$d_{3, 8, 14}$ *S. majus*	—	—	V_4	—	—	—	+	V_5	$+_1$	$+_1$	—	$+_1$	—	V_5	$+_1$	—
$d_{4, 9, 15}$ *S. cuspidatum*	—	$+_1$	$+_1$	V_4	—	—	+	I_1	V_5	$+_1$	—	—	—	—	V_5	—
$d_{5, 10, 16}$ *S. jensenii*	—	—	I_2	$+_1$	V_4	—	—	$+_1$	$+_1$	V_5	—	—	—	$+_1$	—	V_3
Остальные виды																
Carex rostrata	$+_1$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I_1	—	—	—	—
C. lasiocarpa	I_1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	$+_1$	—	—	—	—
Menyanthes trifoliata	III_1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I_1	—	—	—	—
Eriophorum polystachion	II_1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Здесь и в табл. 3 римскими цифрами и знаком «плюс» обозначены классы постоянства видов, %: + — 1—10, I — 11—20, II — 21—40, III — 41—60, IV — 61—80, V — 81—100; арабские цифры — покрытие видов, %: + — < 1, 1 — 1—5, 2 — 6—25, 3 — 26—50, 4 — 51—75, 5 — 76—100; d — дифференциальные виды.

ТАБЛИЦА 3

Диагностическая таблица ассоциаций Cuspidato—Caricetum rostratae (1—6) Cuspidato—Caricetum lasiocarpae (7—12 — типичная, 13—15 — с *Comarum palustre*)

Субассоциации: Sphagnetosum angustifolii (1, 7, 13), S. fallacis (2, 8, 14), S. baltici (3, 9), S. maji (4, 10), S. cuspidati (11), S. jensenii (5, 12), S. riparii (6, 15)

№ субассоциации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Число описаний	17	25	8	2	2	3	3	23	6	4	3	1	5	5	2
Число видов	40	45	19	6	3	10	39	72	23	14	18	13	16	32	22
Уровень воды, см	—3	+1	—8	+3	+3	—7	+1	+1	+1	+3	+3	—5	—2—9	—12	—10
	—25	—20	—16	—6	—3	—18	—27	—27	—29	—10	—1	—	—	—25	—14
Характерные виды															
X_2 *Carex lasiocarpa*	$+_1$	—	—	—	—	—	V_2	V_2	V_2	V_2	V_2	V_2	III_1	$+_1$	$+_1$
X_1 *C. rostrata*	V_2	V_2	V_2	V_1	V_2	V_2	II_1	III_1	—	—	III_1	V_1	V_1	V_1	V_1
Группа Scheuchzeria															
Scheuchzeria palustris	I_1	III_1	III_1	V_2	V_1	—	—	I_1	$+_1$	$+_1$	II_1	—	—	—	—
Carex limosa	III_1	III_1	V_1	III_1	V_1	—	—	I_1	$+_1$	$+_1$	II_1	—	I_1	$+_1$	$+_1$
Группа Menyanthes															
Eriophorum polystachion	$+_1$	$+_1$	—	—	—	—	$+_1$	III_1	III_1	III_1	V_2	—	V_1	IV_1	—
Menyanthes trifoliata	II_1	III_1	$+_1$	—	$+_1$	I_1	—	III_1	—	—	—	V_1	III_2	III_2	—
Equisetum fluviatile	—	—	$+_1$	—	—	—	—	III_1	$+_1$	$+_1$	$+_1$	—	II_1	IV_1	V_1
Comarum palustre	$+_1$	—	—	$+_1$	—	$+_1$	—	III_1	—	—	—	V_1	V_3	V_2	V_1
Группа Rhynchospora															
Rhynchospora alba	$+_1$	$+_1$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Drosera anglica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Группа Oxycoccus															
Oxycoccus palustris	V_2	V_2	V_1	III_1	III_1	III_1	V_1	V_1	V_1	IV_1	IV_1	V_1	I_1	III_1	III_1
Eriophorum vaginatum	V_1	III_1	IV_1	—	—	—	III_1	—	IV_1	III_1	II_1	—	—	—	—
Chamaedaphne calyculata	III_1	III_1	IV_1	III_1	—	III_1	III_1	III_1	III_1	—	—	—	$+_1$	III_1	—
Andromeda polifolia	IV_1	III_1	III_1	—	III_1	—	V_1	III_1	III_1	IV_1	—	V_1	$+_1$	—	—
Drosera rotundifolia	I_1	II_1	$+_1$	—	—	+	—	III_1	—	III_1	—	V_1	—	—	—
Sphagnum magellanicum	III_1	II_1	V_2	—	—	$+_1$	IV_1	III_2	III_2	—	—	—	I_1	—	—
Дифференциальные виды субассоциаций															
$d_{1,7,13}$ *S. angustifolium*	V_5	$+_1$	III_2	—	—	—	V_5	—	III_2	—	—	—	V_4	$+_2$	$+_1$
$d_{2,8,14}$ *S. fallax*	—	V_5	$+_2$	—	—	—	—	V_4	—	—	—	—	—	V_4	—
$d_{3,9}$ *S. balticum*	$+_1$	$+_1$	V_4	—	—	—	$+_1$	—	V_4	—	III_2	—	—	—	—
$d_{4,10}$ *S. majus*	—	—	—	V_4	—	—	—	—	—	V_4	—	—	—	—	—
d_{11} *S. cuspidatum*	—	—	—	—	—	—	—	I_1	—	—	V_4	—	—	—	—
$d_{5,12}$ *S. jensenii*	—	—	—	—	V_4	—	—	—	—	—	—	V_3	—	—	—
$d_{6,15}$ S. *riparium*	—	—	—	—	—	V_4	—	—	—	—	—	—	—	—	V_4

Scheuchzeria — *Carex limosa* и группа Oxycoccus, но исчезает группа Rhynchospora. Характерная же для Caricetum lasiocarpae группа Menyanthes здесь уже появляется, хотя в довольно неполном виде. Эта ассоциация слабо мезотрофна и менее обводнена, чем C. lasiocarpae. Фации здесь не выделены, а различаются 6 субассоциаций. Преобладают субассоциации менее гидрофильных видов: *S. angustifolium* и *S. fallax,* а остальные субассоциации встречаются редко (*S. majus*, *S. jensenii*, *S. riparium*), промежуточное положение занимает субассоциация *S. balticum.* Ассоциация Caricetum rostratae выделена в союзе Caricion lasiocarpae. Для северо-западной Европы в ней описан также ряд субассоциаций: *Scorpidium*, *Drepanocladus exannulatus*, *S. auriculatum*, *S. riparium*, *S. lindbergii*, *S. fallax*, *S. majus*, *S. fuscum*, *S. papillosum*, из которых только три — общие с восточно-европейскими.

Третья ассоциация — Cuspidato—Caricetum lasiocarpae (=Caricetum lasiocarpae Osvald 1923) — объединяет сообщества, наиболее богатые по условиям питания в ряду рассматриваемых. Характерный вид — *Carex lasiocarpa.* Имеется диагностическая группа видов Menyanthes, включающая мезо-эвтрофное болотное разнотравье. Группа Rhynchospora отсутствует, группа Scheuchzeria представлена слабо. Группа Oxycoccus имеется. Разделена на 3 фации: *C. lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata* и *Comarum palustre*, отличающиеся друг от друга доминированием соответствующих видов, и 8 субассоциаций по доминированию мхов. В табл. 3 представлены 2 фации, фация *Menyanthes* не показана из-за ограниченного объема таблицы. Ассоциация Caricetum lasiocarpae Osvald 1923 выделена в системе Браун-Бланке. Она имеет ряд субассоциаций: *Scorpidum*, *Campylium*, *Sphagnum fallax*, *S. teres*, *S. centrale*, *S. warnstorfii*, *S. riparium*, *S. papillosum*, *Drepanocladus exannulatus* (Dierssen, 1982). Судя по составу субассоциаций, ассоциация более мезотрофна и даже почти эвтрофна по сравнению с восточно-европейской.

Таким образом, выделенные нами по флористическому признаку 3 ассоциации, характеризующие сфагновые топи болот северо-запада РСФСР, вполне укладываются в рамки описанных в литературе, но отличаются от них региональными особенностями, выраженными через состав субассоциаций. Обработка материалов по другим формациям болотной растительности позволит дать единую систему этой растительности для Северо-Запада с использованием флористического принципа.

В заключение привожу список выделенных синтаксонов.

Синтаксоны формации Sphagneta Cuspidatae coll.
(тип растительности — Paludibryosa, класс формаций — Sphagnetea)

1. Ассоциация Cuspidato-Scheuchzerietum palustris (Tx. 1937) PRSG et Tx. 1958
   фации: *Eriophorum vaginatum*
   Scheuchzeria palustris
   Carex limosa
   субассоциации: Sphagnetosum angustifolii
   S. fallacis
   S. baltici
   S. maji
   S. cuspidati
   S. jensenii
2. Ассоциация Cuspidato—Caricetum rostratae
   субассоциации: Sphagnetosum angustifolii
   S. fallacis
   S. baltici
   S. maji
   S. jensenii
   S. riparii
3. Ассоциация Cuspidato—Caricetum lasiocarpae
   фации: *Carex lasiocarpa*
   Menyanthes trifoliata
   Comarum palustre

субассоциации: Sphagnetosum angustifolii
S. fallacis
S. baltici
S. maji
S. cuspidati
S. jensenii
S. obtusi
S. riparii

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Т. Г. Материалы к вопросу о связи между растительным покровом верхового болота и некоторыми свойствами верхних слоев его торфяной залежи. — Учен. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, Геоботаника, 1951, № 143, вып. 30, с. 220—250. — *Александрова В. Д.* Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Александрова В. Д.* Проект классификации растительности Арктики. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 12, с. 1715—1730. — *Александрова В. Д.* О некоторых аспектах флористической классификации растительности. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 11, с. 1449—1458. — *Андриенко Т. Л.* Сравнение флористической и доминантной классификации болотной растительности Украинского Полесья. — В кн.: Флористические критерии при классификации растительности. Уфа, 1981, с. 38—40. — *Андриенко Т. Л., Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Флористическая и доминантная классификация болотной растительности Украинского Полесья. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 361—369. — *Благовещенский Г. А.* Эволюция растительного покрова болотного массива 1007 км у ст. Лоухи (Карелия). — Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, вып. 3. Л., 1936, с. 41—232. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Ключевые болота Кингисеппского уезда Ленинградской губернии. — Журн. Рус. бот. об-ва, 1927, т. 11, № 3—4, с. 323—346. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Растительный покров верховых болот русской Прибалтики. — Тр. Петергофск. ест.-научн. ин-та, 1928, вып. 5, с. 265—377. — *Богдановская Гиенэф И. Д.* О происхождении флоры бореальных болот Евразии. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946, с. 425—468. — *Боч М. С.* О типе болотной растительности. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 8, с. 1093—1101. — *Боч М. С., Василевич В. И.* Болота верховьев рек Печоры и Илыча (Северное Предуралье). — В кн.: Болота европейского севера СССР. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 42—75. — *Боч М. С., Василевич В. И., Бибикова Т. В.* Растительные ассоциации Якшинского профиля. — В кн.: Взаимосвязь компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Предуралья. Л.: Наука, 1980, с. 32—61. — *Боч М. С., Кузьмина Е. О.* О сфагновых мхах северо-запада РСФСР. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 10, с. 1337—1346. — *Боч М. С., Мазинг В. В.* Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 186 с. — *Боч М. С., Солоневич Н. Г.* Болота и заболоченные редколесья. — В кн.: Почвы и растительность восточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1972, с. 260—342. — *Брадис Е. М.* Принципы и основные единицы классификации болотной растительности. — Учен. зап. Тартус. ун-та, 1963, № 145, с. 9—20. — *Брадис Э. М.*, Чiснуе тiп болотноi рослинностi? — Укр. бот. журн., 1968, т. 25, № 2, с. 55—60. — *Брадис Э. М.* Рослинний покрив болiт УРСР. — В кн.: Болота УССР. Киев: Наук. думка, 1969, с. 34—134. — *Буш К. К., Аболинь А. А.* Строение и изменение растительного покрова важнейших типов леса под влиянием осушения. — В кн.: Вопросы гидролесомелиорации. Рига: Зинатне, 1968, с. 123—163. — *Денисенков В. П.* Болотная растительность юго-восточной части Дарвинского государственного заповедника. — Тр. Дарвин. гос. заповед., 1963, т. IX, с. 43—78. — *Кац Н. Я.* Материалы к геоботаническим исследованиям болот Иваново-Вознесенской губернии в 1919 и 1920 гг. — Изв. Научн.-эксп. торф. ин-та, 1928, № 3—4, с. 1—39. — *Кац Н. Я.* Болота низовьев р. Оби. — В кн.: Президенту АН СССР акад. В. Л. Комарову к 70-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 372—405. — *Кац Н. Я.* Болота земного шара. М.: Наука, 1971. 291 с. — *Корчагин А. А.* Растительность северной половины Печорско-Илычского заповедника: Тр. Печор.-Илыч. гос. заповед., вып. 2. М., 1940. 414 с. — *Лопатин В. Д.* Очерк растительности Гладкого болота. — Учен. зап. ЛГУ, сер. геогр. наук, 1949, вып. 5, с. 152—172. — *Мазинг В. В.* Принципы и единицы классификации растительности верховых болот. — Учен. зап. Тартус. ун-та, Тр. по ботанике, 1958, т. 1, вып. 64, с. 63—101. — *Огуреева Г. Н.* Эколого-флористическая классификация растительности грядово-мочажинных комплексов Салымо-Юганской системы болотных массивов. — В кн.: Флористические критерии при классификации растительности. Уфа: Изд-во БГУ, 1981, с. 126—129. — *Пьявченко Н. И.* О научных основах классификации болотных биогеоценозов. — В кн.: Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука, 1974, с. 35—43. — *Романова Е. А.* Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот. Л.: Гидрометеоиздат, 1961. 244 с. — *Сокол А. П.* Растительность болот как индикатор химического состава верхних слоев торфа (на примере болот Печоро-Илычского заповедника): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1978. 30 с. — *Страздайте Ю. Ю., Tауринскайте Д. М.* Растительность заповедника «Чяпкяляй» (I. Сообщества верхового болота): Тр. АН ЛитССР, сер. В, 1983, т. 2 (8), с. 18—24. — *Тюремнов С. Н.* Торфяные месторождения. М.: Госэнергоиздат, 1976. 487 с. — *Хмелев К. Ф.* Закономерности развития болотных экосистем: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. М., 1980. 31 с.— *Цинзерлинг Ю. Д.* Растительность болот. — В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 355—428. — *Юрковская Т. К.* Краткий очерк растительности болот средней Карелии. — В кн.: Торфяные болота Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959, с. 108—124. — *Юрковская Т. К.* Типы

болот Лоухского района КАССР. — В кн.: Болота и заболоченные земли Карелии. Петрозаводск: Кар. книжн. изд-во, 1964, с. 34—71. — *Ямпольская Г. Г.* К характеристике растительности и торфяной залежи Васюганского болота. — Учен. зап. Томск. ун-та, сер. биол. и почв., 1965, № 51, с. 49—63. — *Dierssen K.* Some aspects of the classification of oligotrophic and mesotrophic mire communities in Europe. — Colloques phytosoc., VII, 1978, Lille, p. 399—423. — *Dierssen K.* Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW—Europas. Geneve, 1982. 382 S. — *Hadač E.* Zur Nomenklatur und Systematik der Moorgesellschaften. — Stud. Bot. Chech., Praha, 2, 1939, s. 97—106. — *Jasnowska J., Jasnowski M.* Szata roslinna torfowisk mszarnych na Pojezierzu Bytowskim. Cz. IV. Zbirowiska roslinne ze związku Rhynchosporion albae Koch. 1926. — Zesz. Nauk AR. Sz. Rol., 1983, № 30, s. 59—67. — *Målmer N.* Über die Gliederung der Oxycocco-Sphagnetea und Scheuchzerio-Caricetea fuscae. — In: Pflanzensociologische Systematik. R. Tüxen. 1968. Den Haag, S. 306—320. — *Moore P. D., Bellamy P. I.* Peatlands. London; Elek Science, 1974. 221 p. — *Osvald H.* Die Vegetation des Hochmoores Komosse. — Sv. Växt soc. Säll., Handl., 1. Uppsala, 1923. 434 p.— *Passarge H.* Die Formationen als höchste Einheiten der soziologischen Vegetationssystematik. — Fed. Repert., 1966, vol. 73, № 3, S. 226—235. — *Rybniček K.* Povaha klasifikace râseliništ spolěcenstev. — Zpr. Cs. Bot. Společ., 16, Mater. 2, 1981, S. 65—70. — *Rybniček K., Bålatovå-Tuláčkovå E., Neuhäusl R.* Přehled rostlinných společenstev rašeliništ a mokřadnich luk Československa. Praha, 1984. 123 s. — *Tüxen R.* Die Pflanzengesellschaften NW-Deutschlands. — Mitt. Flor.-Soz. Arb. Gem. Nieders., 1937. 170 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 20 XII 1985.

SUMMARY

The main problems in the classification of mire vegetation are considered, i. g. the lack of specific life forms, confinement to different natural regions, the absence of a common view on the concept of mire, its incomplete investigation. On the example of the sphagnum bog vegetation of the RSFSR, North-West, mire vegetation has been classified using floristic principle. Three associations have been established, Cuspidato—Scheuchzerietum palustris (TX 1937), Prsg et Tx. 1958, Cuspidato—Caricetum rostratae (=Caricetum rostratae Rubel 12, Osvald 1923). Cuspidato—Caricetum lasiocarpae (=Caricetum lasiocarpae Osvald 1923).

УДК 581.9 : 56(118.1)(574)

И. А. Ильинская

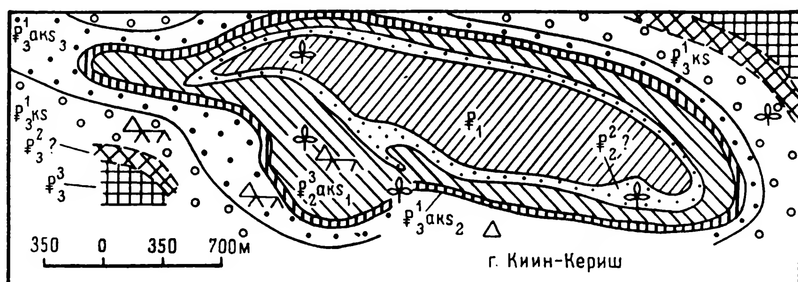
ПАЛЕОГЕНОВЫЕ ФЛОРЫ ГОРЫ КИИН-КЕРИШ И ИХ НОВЫЕ ВИДЫ (ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)

I. A. ILJINSKAJA. PALEOGENE FLORAS OF KIIN-KERISH MOUNTAIN (EASTERN KAZAKHSTAN) AND THEIR NEW SPECIES

Рассмотрены палеоценовая, среднеэоценовая, позднеэоценовая, пограничная раннеолигоценовая и раннеолигоценовая флоры горы Киин-Кериш, находящейся в Зайсанской впадине. Описаны из среднеэоценовой флоры *Comptonia* sp. ex gr. *C. acutiloba*, из позднеэоценовой — *Eucalyptus borissovii* и из олигоценовых флор — *Platanus vassiljevii*, изображены характерные для эоценовых флор *Hibiscus kalmakpaica* и *H. neuburgiae*.

Зайсанская впадина Восточного Казахстана уникальна по насыщенности разреза кайнофита ископаемыми остатками растений (Ильинская и др., 1983) и животных (Габуния и др., 1983). Гора Киин-Кериш, возвышающаяся в Северном Призайсанье (Ильинская, 1963, рис. 1, 2), представляет собой настоящий палеоботанический феномен — она содержит обильные остатки 5 флор: палеоценовой, двух эоценовых и двух олигоценовых. Кроме остатков растений, в ней установлены 3 костеносных горизонта (рис. 1). Разрез Киин-Кериша вошел в число 4 опорных разрезов для территории СССР по проекту 174 Международной программы геологической корреляции «Геологические события на границе эоцена и олигоцена». Выход на поверхность столь разновозрастных отложений при небольшом превышении высоты горы над окружающей равниной обусловлен антиклинальной структурой, в ядре которой находится киинкеришская свита палеоцена, содержащая нижнюю флору Киин-Кериша (флору ядра или флору шоколадных глин). Эта флора изучена монографически автором и Э. В. Романовой и освещена во многих публикациях, из них наиболее полные две (Ильинская, 1963; Романова, 1971). В этой флоре присутствуют *Dryophyllum* и другие субтропические узколистные виды наряду с элементами позднемеловой тепло-умеренной гренландской флоры впадины — вид рода *Protophyllum* и редкие, но разнообразные хвойные, заметное место в ней занимают эндемичные роды платановых.

Следующая флора — шатровая — уже типично эоценовая и лишена хвойных, как и остальные 11 эоценовых флор впадины (Ильинская, 1984а). В ней выделяются обилием бобовые и 2 эндемичных для впадины вида рода *Hibiscus*. Из них *H. kalmakpaica* Iljinskaja (см. табл. II, *1*) обилен во флоре саргамысской свиты среднего эоцена на р. Калмакпай (Ильинская, 1984б) и однажды встречен в кызылкаинской свите верхнего эоцена на горе Мурун-Толгой, а *H. neuburgiae* Iljinskaja (Ильинская, 1966) характерен для кызылкаинской свиты и нижнеаксыирской подсвиты верхнего эоцена и изредка встречается в среднеаксыирской подсвите нижнего олигоцена. Обилие бобовых характерно для палеоценовой флоры горы Чакельмес и среднеэоценовой саргамысской флоры, которой свойствен *Mimosites inequilateralis* Berry — единственный пока определенный вид из бобовых флоры шатровой, он встречается также и в более молодой флоре болотного носорога. Кроме указанных видов, во флоре шатровой определены *Lindera vassilenkoi* Iljinskaja var. *minima* Iljinskaja, *Neolitsea* sp., *Populus kryshtofovichii* Iljinskaja и *Comptonia* sp. ex gr. *C. acutiloba* Brongn., представляющая



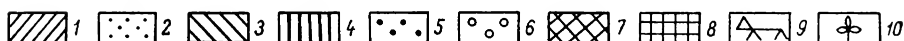


Рис. 1. Схематическая геологическая карта горы Киин-Кериш (составил Б. А. Борисов).

1 — палеоцен; *2* — средний эоцен (?); *3* — верхний эоцен, нижнеаксыирская подсвита; *4—6* — нижний олигоцен: *4* — среднеаксыирская подсвита, *5* — верхнеаксыирская подсвита, *6* — кустовская свита; *7* — средний олигоцен (?); *8* — верхний олигоцен; *9*, *10* — основные местонахождения: *9* — млекопитающих, *10* — флоры.

собой наиболее древнюю находку *Comptonia* во впадине и описанная ниже (см. рис. 3; табл. II, *3*, *4*). В целом состав флоры позволяет предположить ее возраст в пределах среднего—начала позднего эоцена; для уточнения возраста необходимо определение всех обнаруженных форм.

Третья флора — флора болотного носорога нижнеаксыирской подсвиты верхнего эоцена — названа по находке в песках, подстилающих флороносную пачку, позднеэоценового Zaisanamynodon borisovi (Беляева, 1971). Для этой флоры характерно преобладание *Eucalyptus borissovii* Iljinskaja, описанного ниже (см. рис. 4, *1—6*, *10*; табл. III, *2—5*, *а*, *б*; табл. IV, *3—8*), и обилие *Hibiscus neuburgiae* (табл. III, *5*, *в*). Кроме них, здесь выявлены *Lindera vassilenkoi*, *Zelkova zelkovifolia* (Ung.) Buzek et Kotlaba, *Dryophyllum curticellense* Sap. et Mar., *D. kryshtofovichii* Iljinskaja, *Myrica acuminata* Ung., *Myrica* sp. cf. *M. lignitum* (Ung.) Sap., *Populus arnaudii* (Sap.) Iljinskaja, *P. kryshtofovichii*, *Populus* sp., *Mimosites inquilateralis*, *Ungnadia kryshtofovichii* Iljinskaja, *Ulmus schischkinii* Iljinskaja и водные и водно-болотные виды *Salvinia mildeana* Goepp., *S. mirabilis* Iljinskaja, *S. natanella* Shap., *Nelumbo protospeciosa* Sap. и *Zingiberopsis borealis* (Palib.) Iljinskaja.

Следующая флора — флора Василенко (флора столика, или флора аксыирской свиты) среднеаксыирской подсвиты нижнего олигоцена — лежит в разрезе у самой границы с эоценом. Эта флора обработана монографически автором (Ильинская, 1957, 1963, 1984б). Она сохраняет многие виды, установленные во флоре болотного носорога, причем для нее характерно обилие остатков рода *Dryophyllum*, представленного здесь тремя видами, но наряду с этим в ней появляются хвойные и теплоумеренные листопадные двудольные: *Alnus*, *Tilia* и *Platanus vassiljevii* Iljinskaja sp. nov. (см. рис. 2, *7*).

Наконец, 5-я флора — флора кораблика кустовской свиты, названная по форме останца, в котором заключены остатки растений. Она составлена теплоумеренными листопадными своеобразными видами покрытосеменных (Ильинская и др., 1983), среди которых выделяются обилием остатков *Cocculus schischkinii* Iljinskaja (Ильинская, 1972, 1974), виды *Quercus* и *Castanea*, *Comptonia acutiloba*, *Populus arnaudii*, а также хвойными и сохраняет единичные остатки субтропических форм предшествующих флор: *Lindera vassilenkoi* var. *minima*, *Myrica* sp. cf. *M. lignitum*, *Astronium ninae* Iljinskaja et Akhmet. и *Eucalyptus borissovii* (см. рис. 4, *7—9*; табл. IV, *9*, *10*).

Привязка рассмотренных флор к разрезу проведена по стратиграфической схеме Б. А. Борисова (1983), утвержденной Межведомственным стратиграфическим комитетом. Она представляется автору, как и Л. А. Пановой и В. Л. Яхимович, более предпочтительной, чем схема В. С. Ерофеева, о чем указанными специалистами было подано особое мнение при принятии решения на совещании в июне 1984 г. по стратиграфии эоцен-олигоценовых отложений Призайсанья по проекту 174 МПГК, но оно не нашло отражения в публикации об этом совещании (Ахметьев, Цирельсон, 1985).

Рассмотренные данные по флорам Киин-Кериша охватывают отрезок времени около 25 млн. лет. Они дают представление об особенностях крупных изменений состава и характера флоры и растительности на территории, окружавшей Киин-Кериш, которые происходили здесь со второй половины палеоцена по первую половину олигоцена, и о длительности существования здесь отдельных видов.

Естественно, что крупные изменения климата приводили не только к передвижению границ широтных растительных зон, но и к смещению вертикальных поясов растительности.

В нижней флоре Киин-Кериша отражен момент позднепалеоценового промежуточного этапа, продолжавшегося около 5 млн. лет, в течение которых произошли смена теплоумеренной флоры гренландского типа субтропической флорой полтавского типа и формирование последней. И хотя в ней присутствуют элементы обоих типов флор, лицо этой флоры определяют лишь ей присущие роды и виды платановых, являющиеся дериватами умеренной гренландской флоры. О том, что пояс смешанных теплоумеренных лесов в это время был относительно не так далек от зоны аккумуляции, свидетельствуют сохранившиеся фрагменты веточек *Glyptostrobus*, *Metasequoia* и *Torreya*.

Две последующие флоры — шатровая и болотного носорога — дают представление одновременно о степени постоянства и динамике состава флоры крупного эоценового этапа, длившегося около 17 млн. лет и характеризующегося развитием субтропических своеобразных видов при полном отсутствии хвойных и платановых. Но такая флора была развита только вблизи зоны аккумуляции, тогда как в верхних вертикальных поясах горных сооружений, окружавших впадину, продолжалось развитие теплоумеренной флоры с разнообразными хвойными, о чем свидетельствуют данные пыльцевого анализа (Ильинская и др., 1983). Флористическое единство Зайсанской впадины в эоцене с территориями, простиравшимися от нее в юго-восточном направлении, подтвердилось обнаружением в ней в массовом количестве *Eucalyptus borissovii*, близкого к позднеэоценовому *E. reluensis* M. H. Chen из Западного Китая. В то же время остаток листа своеобразной комптонии, обнаруживающий сходство с эоценовыми находками этого рода в Западной Европе, вместе с видами *Dryophyllum* свидетельствуют об общности состава полтавской флористической области Евразии в целом.

Две последние флоры — флора Василенко и флора кораблика — отражают два момента промежуточного этапа, занявшего около 5 млн. лет раннего олигоцена, в течение которого произошла смена субтропической флоры теплоумеренной. Флора Василенко отражает самое начало этого этапа — появляются единичные остатки хвойных и *Platanus*, а также других листопадных покрытосеменных, что свидетельствует о приближении вертикального пояса смешанных теплоумеренных лесов к зоне аккумуляции. Совпадающее с этим необычайное обилие *Dryophyllum*, не наблюдаемое в эоценовых флорах, может расцениваться как показатель приуроченности эоценовых лесов с господством *Dryophyllum* не к равнине, а к нижней части склонов и перемещения их на более низкие стации при наступившем с начала олигоцена похолодании.

Во флоре кораблика отражен момент, когда пояс смешанных теплоумеренных лесов спустился к зоне аккумуляции. О том, что эта флора — наследие гренландской флоры, которая продолжала свое развитие в высоких горных поясах в течение всего эоцена, а также части палеоцена, свидетельствует хорошо представленный во флоре кораблика *Platanus vassiljevii*, поскольку платан чужд классической тургайской флоре Восточного Казахстана и Западной Сибири и не мог появиться здесь в результате перемещения зоны теплоумеренной флоры с севера. Большинство остальных видов флоры кораблика также чуждо классической тургайской флоре, известной во впадине по флоре Ашутаса, Калмакпая и Кусто, и является узкими эндемиками, что характерно для переходных флор.

Исследованные материалы свидетельствуют об очень длительном существовании отдельных видов. Так, *Lindera vassilenkoi* просуществовал здесь около 25 млн. лет, правда, он угнетен и очень редок в нижней палеоценовой флоре и в самой молодой — флоре кораблика. Более 20 млн. лет продержался здесь

Dryophyllum dewalquei, не обнаруженный, однако, во флорах шатровой и болотного носорога, более 10 млн. лет существовали здесь *Populus kryshtofovichii*, *P. arnaudii* и *Hibiscus neuburgiae*.

Благодарю Э. В. Романову, М. А. Ахметьева и И. В. Васильева, передавших мне для исследования образцы из своих сборов, и Б. А. Борисова за коллекции и постоянные консультации, а также Г. И. Петрову за фотографии отпечатков.

Ниже приводятся описания отдельных видов.

Platanus vassiljevii Iljinskaja sp. nov.[1]

(рис. 2, табл. I, *1—3*; III, *1*)

Platanus aceroides auct. non Goeppert: Ильинская, 1963, с. 175, табл. III, фиг. 10.

Листья мелкие, с пластинкой около 5 см дл. и примерно такой же ширины, реже в 2 раза более крупные, обычно трехлопастные, иногда с намечающейся четвертой лопастью или цельные. Основание ширококлиновидное или клиновидное, слегка низбегающее, с вогнутыми краями. Верхушка острая, постепенно оттянутая в узкий длинный кончик, иногда же верхушка тупая, почти усеченная с насаженным коротким острием. Край двоякозубчатый, кончик листа мелкозубчатый, с хрящеватыми остевидными окончаниями. Главные жилки боковых лопастей развернуты относительно друг друга под углом 70—80°. Вторичные жилки в числе 3—4 пар, обычно слегка дуговидные.

Голотип: отп. 14, колл. 999А, кустовская свита нижнего олигоцена, гора Киин-Кериш, Зайсанская впадина, Восточный Казахстан, хранится в лаборатории палеоботаники БИН АН СССР в Ленинграде — табл. I, *1*, *2*; рис. 2, *1*.

Исследованные экземпляры: колл. 449А, 2; колл. 999: 50; колл. 999А: 14, 44А с противоотпечатком 44Б; колл. 4337: 113, 114, 116, 117, 120, 200а.

Перечисленные отпечатки, как и голотип, входят во флору кораблика, за исключением экземпляра 449А: 2 (рис. 2, *7*), который принадлежит более древней флоре — флоре Василенко, или столика.

Для вида характерна большая вариабельность листьев — постоянными являются только ширококлиновидное основание с вогнутыми краями, частые зубчики с хрящеватыми остроконечиями и отхождение боковых жилок 1-го порядка заметно выше основания листа. Длина же листа варьирует от 4.7 (рис. 2, *1*) до более 10 см (рис. 2, *5*, *6*). Ширина у большей части листьев несколько меньше длины, но у одного листа она превышает длину (рис. 2, *2*). Верхушка листа чаще острая, постепенно (рис. 2, *1*) или внезапно (рис. 2, *6*) оттянутая в узкий зубчатый кончик, но она может быть и тупой с насаженным коротким острием (рис. 2, *2*). Пластинка листа большей частью глубоко трехлопастная, она может быть рассечена больше чем наполовину (рис. 2, *1*, *6*) или же до половины (рис. 2, *3*), реже боковые лопасти редуцированы до лопастевидных зубцов (рис. 2, *7*) или же отсутствуют совсем (рис. 2, *2*). Центральная лопасть может быть узкой и слегка суженной к основанию (рис. 2, *1*) или же широкой (рис. 2, *5*, *6*). Зубцы, в которых оканчиваются вторичные жилки, конусовидные(рис. 2, *3*, *5*), иногда слегка клювовидно загнутые (табл. I, *3*), или же они по форме и величине почти не выделяются среди зубчиков (рис. 2, *2*, *4*). Боковые жилки 1-го порядка слегка дуговидные (рис. 2, *1*, *2*) или отогнутые (рис. 2, *4*, *6*). Интервал между ними и первой парой вторичных жилок немного (рис. 2, *5*) или заметно (рис. 2, *1*, *2*) больше, чем расстояние между первой и второй парами вторичных жилок, причем у голотипа в нем развита пара вставочных жилок, вильчато ветвящихся у края выемок (рис. 2, *1*).

P. vassiljevii наиболее близок к *P. schimperi* (Heer) Sap. et Mar. из нижнего эоцена Мена (Laurent, 1912, p. 102, pl. X, fig. 3, pl. XI, fig. 5, pl. XII, fig. 1; fig. 53), от которого отличается более широкими листьями, формой главной лопасти (у *P. schimperi* она удлиненно-конусовидная), выемчатым краем основания листа и бóльшим числом зубчиков на одну вторичную жилку.

---

[1] Вид назван в честь палеоботаника Игоря Викторовича Васильева, собравшего голотип вида.

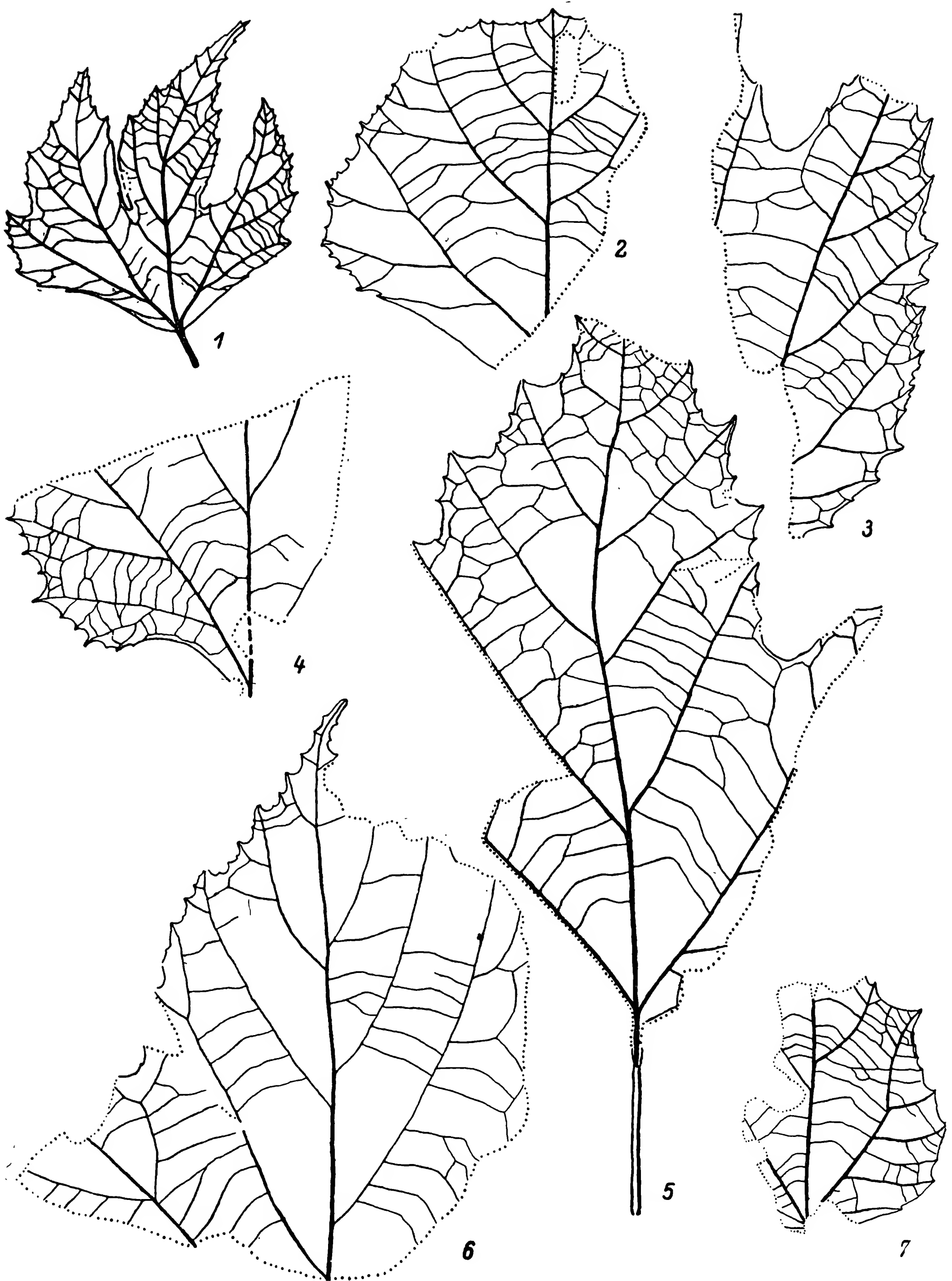


Рис. 2. *Platanus vassiljevii.*

1 — голотип, отп. 14, колл. 999А; *2* — отп. 120, колл. 4337; *3* — отп. 50, колл. 999; *4* — отп. 114, колл. 4337; *5* — отп. 200а, колл. 4337; *6* — отп. 44А, дополненный по противоотпечатку 44Б, колл. 999А; *7* — отп. 2, колл. 449А.

Из современных видов близкие формы листьев наблюдаются у евразиатского вида *P. orientalis* L., особенно у экземпляров из Греции (табл. I, *4*), однако в отличие от ископаемого вида у него зубцы редкие, крупные, клювовидные, с изредка встречающимися дополнительными зубчиками и зубчиками на кончике листа (Fl. des Olymp, P. Sintenis et Bornmüller, 1891, N 818). Наибольшее сходство по наличию щетинистых зубчиков наблюдается с *P. mexicana* Moric., который отличается боковыми жилками первого порядка, развернутыми на 90°, и массивными короткими лопастями, близкие формы наблюдаются и у *P. occintalis* L. (Virginia flora, 1871, A. H. Curtiss) — табл. I, *5*.

[*Comptonia* sp. ex gr. *C. acutiloba* Brongn.

(рис. 3, табл. II, *3*, *4*)

В сборах Романовой на обр. 52, колл. 326 (Институт зоологии АН КазССР) имеется неполный отпечаток листа (без части основания и верхушки), несомненно принадлежащий *Comptonia*. Лист небольшой (табл. II, *3*; рис. 3, *1*), 1.3 см шир. и, вероятно, около 9—10 см дл. (длина сохранившейся части 4.7 см). Пластинка рассечена до $^2/_3$, что можно видеть только на одной выемке, тогда как остальные выемки закрыты налегающими краями долей (рис. 3, *2*). Всего полностью сохранилось 10 долей, и от 2 долей только основание. Доли лопатообразные, 0.8—0.9 см шир. и с расстоянием от верхушки до главной жилки от 0.4 см у нижней сохранившейся лопасти, и до 0.7 см у второй сверху, тогда как у самой верхней оно уменьшается до 0.6 см. Доли асимметричные, их верхушка лежит в верхней четверти доли и имеет островатый или реже притупленный кончик. На одной доле имеется небольшой зубчик. Главная жилка листа ровная, толщина 0.5 мм, вторичные — в числе 4 в каждой доле, из них третья снизу заканчивается в верхушке доли, а остальные дуговидно к ней загибаются, заканчиваясь серией убывающих петель. Во многих интервалах развито по одной вставочной жилке. Третичные жилки тонкие, видные только под бинокуляром, слегка изогнутые, в средней части листа перпендикулярные вторичным жилкам, а в краевой части — главной жилке (рис. 3, *2*).

Исследованный лист отличается от голотипа *C. acutiloba* Brongn. из среднего миоцена Чехословакии (Жилин, 1980, табл. III, фиг. 1, 2) меньшей степенью расчлененности пластинки и налегающими краями долей, а также заметно меньшей длиной листа. Еще заметнее он отличается от листьев этого вида, встреченных в массовом количестве в нижнем олигоцене горы Киин-Кериш — во флоре кораблика, характеризующихся треугольной формой долей, у которых обычно имеется всего по 2 вторичные жилки.

Наибольшее сходство исследованный лист обнаруживает с некоторыми листьями из эоцена Европы, определенными как *C. acutiloba*: из Парижского бассейна (Watelet, 1866, t. 33, fig. 5—7) и Гайзельталя (Rüffle, 1976, t. LIV, fig. 2), причем L. Rüffle отмечает, что вид из Гайзельталя по строению эпидермы не идентичен современному. Листья современного *C. peregrina* (L.) Coult. очень вариабельны, и среди них наблюдается как обычная форма с пластинкой, рассеченной до главной жилки,

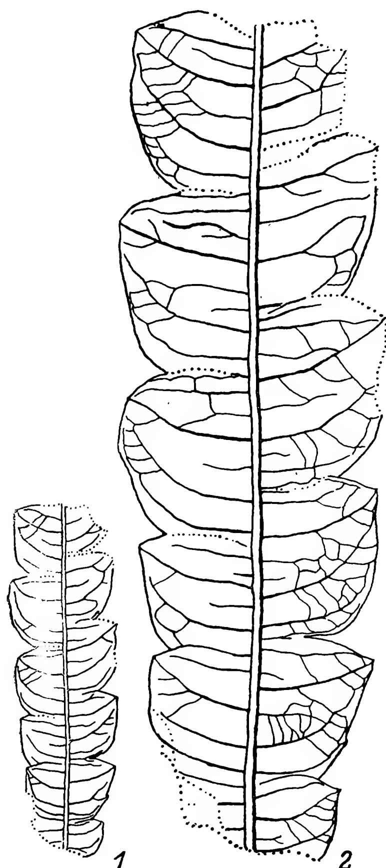


Рис. 3. *Comptonia* sp. ex gr. *C. acutiloba*.
1 — отп. 52, колл. 326; *2* — то же, ×2.5.

так и форма с менее рассеченной пластинкой и налегающими друг на друга краями долей (Жилин, 1980, табл. II, фиг. 3).

Возможно, что при более обильном материале по флоре шатровой и детальном анализе материала по *C. acutiloba* в целом удастся установить, что *Comptonia* во флоре шатровой и во флоре кораблика, отдаленные во времени более. чем 8 млн. лет, принадлежали близким, но разным видам.

Eucalyptus borissovii Iljinskaja sp. nov.

(рис. 4, табл. III, *2—5а*, *б*; IV, *3—10*)

Листья короткочерешковые, узколинейные и линейные с длиной до 15 см, в 10—20 раз превышающей ширину, основание узкоклиновидное, постепенно низбегающее на черешок, верхушка острая; главная жилка толще вторичных и краевой жилки в 10 раз и больше; краевая жилка на бо́льшем протяжении прямая, проходит близко к краю листа; вторичные жилки отходят от главной жилки под углом около 45°; вставочные жилки по 1—3 в интервале, третичные жилки в центральной части листа почти перпендикулярны главной жилке. В пазухах листьев — зонтиковидные соцветия.

Близок к позднеэоценовому *E. reluensis* M. H. Chen из Западного Сычуаня, от которого отличается узколинейной и линейной формами листьев и в 2—3 раза большей их длиной.

Голотип: отп. листа 73а, колл. 998а, нижнеаксыирская подсвита верхнего эоцена, гора Киин-Кериш, Зайсанская впадина, Восточный Казахстан, хранится в лаборатории палеоботаники БИН АН СССР в Ленинграде — рис. 4, *1—3*; табл. IV, *6—8*.

Исследованные экземпляры: колл. 998 : 1в с противоотпечатком 1Аб, 1е, ж, 3в, г, 4а с противоотпечатком 4А, 4г, 5а, б, е, 7, 15б, в, 16б, в, г, д, е с противоотпечатком 16А, 16Б, 20г, 22а, з, 23г, д, е, 28е, 28ж, з, 28Бб, в, г, 29а, б, 32б, 40, 43г, 47а, б, в, 52б; колл. 998а: 4, 5, 9а, б, 14г, д, 18г, 19б, в, г, 21, 23а, б, в, 25, 26 с противоотпечатком 26А, 32, 33д, е, ж, 34б, 35, 37, 41в, 41Аб, в, г, 42а, б, 43, 49б, в, 50а, б, 51, 57, 63ж, 64, 65а, 66б, 67б, в, г, 70б, 71в, 72г, 73а, б, 74а, 76, 78, 81б, в, г, д с противоотпечатками 81Ав, г, д, 85б, 86, 87, 88, 89в, г, д, 90а, б, 99а, 103, 104г, 108, 110а, б, в, г, д, 111, 112а, б, в, 115а, 117а, 118а, б, в; колл. 998Б: 5, 8, 25а, з, 25Бв, г, д, 33б, 41а, 54А, 55б, 71а с противоотпечатком 73а, 89а, 99б; колл. 998Г: 14; колл. 999: 36ж, 38б.

Преобладают остатки узколинейных листьев 0.6—0.8 (а иногда и меньше 0.5) см шир. и 10—13 см дл., среди которых и выбран голотип вида (рис. 4, *1—3*; табл. IV, *6—8*); несколько более редки линейные листья около 1 см шир. и 10 см дл. (рис. 4, *5—7*; табл. IV, *3—5*), единично встречаются широколинейные листья 1.5 см шир. и около 15 см дл. (рис. 4, *4*) и обнаружен один ланцетный лист 0.6 см шир. и около 4.5 см дл. (колл. 998: 15в). Основание у всех узкоклиновидное, низбегающее на черешок, полностью сохранившийся только на отпечатке 999Г: 14 (рис. 4, *10*), у которого он достигает 1 см дл. и 0.1 см толщины, кроме него он частично сохранился у голотипа и еще у двух листьев, где имеет толщину 1 мм; длина сохранившейся части — 8 мм. Верхушка листа острая и обычно сужающаяся несколько быстрее, чем основание. Край цельный. На всех отпечатках хорошо видна главная жилка, имеющая ширину 0.2—0.8 мм в основании листа и заметно утончающаяся в его верхушке; почти на всех отпечатках заметна краевая жилка, проходящая на расстоянии 0.3—0.8 мм от края листа и слегка отклоняющаяся у окончаний лишь 1—3 вторичных жилок; краевая жилка ответвляется от главной жилки в самом основании листа обычно на разной высоте на правой и левой половинах листа и может быть сначала прижата к краю листа или же сразу проходить на заметном расстоянии от него (рис. 4, *2*, табл. IV, *4*, *8*); вторичные жилки несколько тоньше краевой и сохранились примерно у половины отпечатков; они отходят от главной жилки под углом около 45° через неравные интервалы параллельно друг другу с частотой 5 жилок на 2 см главной жилки; большинство из них слегка отогнуто, и только некоторые прямые или слегка дуговидно изогну́тые; почти во всех



Рис. 4. *Eucalyptus borissovii.*

1 — голотип, отп. 73а, колл. 998а; *2* — то же, основание, ×5; *3* — то же, средняя часть, ×5; *4* — крупный лист, отп. 4а, колл. 998; *5* — лист средней величины, отп. 5, колл. 998; *6* — то же, фрагмент, ×7.5.; *7* — верхняя часть мелкого листа, отп. 36ж, колл. 999; *8* — то же, ×3; *9* — основание мелкого листа, отп. 38б; колл. 999, ×3; *10* — участок тонкой ветки с основанием листа и нераспустившимся соцветием, отп. 14, колл. 999Г, ×2.5.

интервалах проходят в количестве 1—3 вставочные жилки, достигающие краевой жилки; они лишь немногим тоньше вторичных жилок, но обычно проходят под несколько иным углом, чем последние; третичные жилки очень тонкие, сохранились только местами, они отходят от главной под углом около 80°, многие из них раздваиваются и в краевой части листа составляют с главной жилкой угол около 50°, а местами проходят даже перпендикулярно вторичным жилкам (рис. 4, *6*; табл. IV, *5*).

Отпечатки листьев *E. borissovii* доминируют в двух точках местонахождения флоры болотного носорога и заметно реже встречаются также в третьей, где

преобладают отпечатки листьев водных растений, а из наземных наиболее обильны листья *Hibiscus neuburgiae.* Кроме позднеэоценовой флоры болотного носорога фрагменты двух листьев *Eucalyptus borissovii* встречены в значительно более молодой раннеолигоценовой флоре кораблика (колл. 999). Это — основание (рис. 4, *9*, *10*; табл. IV, *9*, *10*) и небольшой фрагмент верхней части листа (рис. 4, *7*, *8*). Оба они имеют прямые краевые жилки, вторичные жилки, отходящие под углом 45°, а также вставочные и третичные жилки, идентичные таковым у листьев *E. borissovii* из флоры болотного носорога.

Кроме отпечатков листьев на образце 14 колл. 998Г сохранился фрагмент тонкого побега с основанием листа и нераспустившимся соцветием (рис. 4, *10*; табл. III, *2—4*); длина сохранившегося побега 2 см, его толщина 1 мм. Черешок около 1 см дл. — пластинка так плавно на него низбегает, что трудно установить ее границу; вдоль края пластинки просматривается очень тонкая краевая жилка. В пазухе листа находится ребристая ось 1.5 см дл. и 0.7 мм толщины зонтиковидного соцветия, от верхушки которой отходят 4 ребристые цветоножки, несущие по цветку разной степени зрелости. При этом чем мельче цветок, тем короче его цветоножка. Наиболее крупный цветок удален от верхушки цветоноса на 2.5 мм (основание его цветоножки закрыто мелким цветком). Он достигает 2.5 мм дл. и 1.5 мм в поперечнике, имеет обратноконусовидную слегка ребристую нижнюю половину и конусовидную немного более короткую верхнюю половину с 4 зубчиками на верхушке, из которых видны 3 — один центральный более широкий, а 2 более узких обрамляют его, что можно расценивать как наличие неполностью сросшейся 4-членной чашечки; на границе нижней и верхней половин прослеживается опоясывающий валик. Второй менее зрелый цветок сидит на цветоножке 1 мм дл. и 0.5 мм толщины и достигает 2 мм дл. и 1.5 мм в поперечнике, его нижняя обратноконусовидная ребристая половина заканчивается поперечным валиком, проходящим несколько ниже середины бутона, его верхняя конусовидная половина слегка поперечно морщинистая, также заканчивается 4 мелкими зубчиками, из которых видны 3. Овальный мелкий бутон длиной 1 мм сидит на еще более короткой цветоножке и также имеет в середине опоясывающий валик; от 4-го цветка сохранился небольшой фрагмент; возможно, что зонтик имел больше 4 цветков, но остальные цветки не сохранились, поскольку располагались не в плоскости отпечатка.

Зонтиковидная форма соцветия, его расположение в пазухе листа, форма бутонов, обратноконическая ребристая нижняя половина цветка, 4-членная почти полностью сросшаяся чашечка, наличие опоясывающего валика, — все это характерно для соцветий и цветков рода *Eucalyptus.* Вероятно, верхняя половина цветка представляет собой тонкую крышечку, образованную неполностью сросшимися 4 чашелистиками и облетающую на ранних стадиях развития цветка; на наличие такой тонкой, рано опадающей крышечки у цветков современных эвкалиптов указывается в работе Ф. С. Пилипенко (1960).

E. borissovii настолько близок по форме основания и жилкованию листьев к *E. reluensis* из позднеэоценовой свиты Релу Западного Китая, что детали голотипа *E. borissovii* (табл. IV, *7*) и одного из листьев *E. reluensis* (Chen e. a., 1983, pl. 2, fig. 2) кажутся изображениями одного и того же листа, правда, при этом зайсанский лист увеличен в 5, а сычуанский — в 3 раза. Однако *E. borissovii* очень четко отличается от *E. reluensis* узколинейной и линейной формами листьев и их длиной, достигающей 10—15 см, тогда как для *E. reluensis* характерны ланцетные листья около 5 см дл. Среди исследованных отпечатков *E. borissovii* встречен один короткий ланцетный лист (998 : 15в), однако он является явно тератой, о чем свидетельствуют особенности его жилкования: краевая жилка у него становится явно заметной только после присоединения к ней первой вторичной жилки, а вторичные жилки у него в 2 раза более редкие, чем у остальных листьев *E. borissovii.*

Из современных видов к *E. borissovii* очень близок *E. camaldulensis* Dehnh., совпадая с ним по форме и размеру листьев и характеру жилкования, отличаясь только наличием наряду с третичными жилками, проходящими почти перпендикулярно к главной жилке, коротких третичных жилок, проходящих почти параллельно ей и соединяющих вставочные и вторичные жилки. Зонтики у *E. camaldulensis* пазушные, 5—10-цветковые.

ЛИТЕРАТУРА

Ахметьев М. А., Цирельсон Б. С. Геологические события на границе эоцена и олигоцена. Решение совещания по стратиграфии эоцен-олигоценовых отложений Призайсанья по проекту 174 МПГК. — Изв. АН КазССР, сер. геолог., 1985, № 1, с. 92—94. — *Беляева Е. И.* Новые данные по аминодонтам СССР. — Тр. ПИН АН СССР, 1971, т. 130, с. 39—51. — *Борисов Б. А.* Биостратиграфия континентальных палеогеновых отложений Зайсанской впадины. — Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 1983, т. 322, с. 89—98. — *Габуния Л. К., Гуреев А. А., Ефимов М. Б.* и др. Фауна палеогена Зайсанской впадины. — Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 1983, т. 322, с. 98—115. — *Жилин С. Г.* Заметки по систематике ископаемых растений *Myrtaceae*. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980, с. 9—20. — *Ильинская И. А.* Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского района. Ч. 1. Род *Dryophyllum* Debey. — В кн.: Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 235—248. — *Ильинская И. А.* Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна. Ч. 2. — Тр. БИН АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 1963, вып. 4, с. 146—187. — *Ильинская И. А.* Новые виды эоценовой флоры из Зайсанской впадины. — Палеонтол. журн., 1966, № 2, с. 109—116. — *Ильинская И. А.* Уточнение объема рода *Trachodendroides* и новые ископаемые виды *Cocculus*. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 1, с. 17—29. — *Ильинская И. А. Cocculus schischkinii*. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1974, т. 1, с. 90—92. — *Ильинская И. А.* Эоценовые флоры Зайсанской впадины (Восточный Казахстан). — Ежегодн. Всес. палеонтол. об-ва, 1984а, т. 27, с. 247—257. — *Ильинская И. А.* К характеристике флоры и растительности Зайсанской впадины времени существования обайлинской фауны. — В кн.: Флора и фауна Зайсанской впадины. Тбилиси: Мецниереба, 1984б, с. 22—32. — *Ильинская И. А., Кянсеп-Ромашкина Н. П., Панова Л. А., Борисов Б. А.* Палеогеновая флора Зайсанской впадины. — Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 1983, т. 322, с. 115—127. — *Пилипенко Ф. С. Myrtaceae*. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 7—144. — *Романова Э. В.* Новые виды палеоценовой флоры горы Киин-Кериш (Зайсанская впадина). — Мат. по истории фауны и флоры Казахстана, 1971, т. 5, с. 109—121. — *Chen Ming-hong, Kong Zhao-chen, Chen Ye.* On the discovery of Palaeogene flora from the Western Sichuan plateau and its significance in phytogeography. — Acta Bot. Sinica, 1983, vol. 25, N 5, p. 491. — *Laurent L.* Flore fossile des schistes de Menat (Puy-de-Dôme). — An. Mus. d'Hist. Nat. Marselle. Geolog., 1912, t. 14. 246 p. — *Rüffle L. Myricaceae*. — Abh. Zentr. Geolog. Inst., Paläontolog. Abt., 1976, Hf 26, S. 337—350. — *Watelet A.* Description des plantes fossiles du Bassin de Paris. Atlas. Paris: Bailliere et Fils, 1866. 90 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 IX 1985.

SUMMARY

Five floras of Kiin-Kerish Mountain characterise the composition and changes in the flora and vegetation of Zaisan depression from the late Palaeocene up to the Early Oligocene. The period in question lasted about 25 million years. It embraced the end of succession of flora from the warm-temperate to the subtropical, and afterwards the long-term dominance of subtropical flora with specific *Hibiscus kalmakpaica*, *H. neuburgiae*, *Eucalyptus borissovii* and, finally, the succession of the subtropical flora by the warm-temperate one. The latter had been formed during the Eocene in high vertical belts of mountains, surrounding the depression, which is witnessed by *Platanus vassiljevii*.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.8 : 634.0.55 : 561

А. Л. Тахтаджян, И. А. Шилкина, А. А. Яценко-Хмелевский

АНАТОМИЯ ДРЕВЕСИНЫ *DIDYMELES MADAGASCARIENSIS* В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ СЕМЕЙСТВА *DIDYMELACEAE*

A. L. TAKHTAJAN, I. A. SHILKINA, A. A. YATSENKO-KHMELEVSKY. WOOD ANATOMY OF *DIDYMELES MADAGASCARIENSIS* IN THE CONNECTION WITH THE SYSTEMATIC STATUS OF THE FAMILY *DIDYMELACEAE*

Проведенное детальное исследование древесины *Didymeles madagascariensis* показало наличие в структуре его водопроводящего комплекса ряда признаков, отделяющих его от возможных близких таксономически форм, что подтверждает необходимость выделения этого рода в особое сем. *Didymelaceae* и даже в отдельный порядок *Didymelales*.

Мадагаскарский род *Didymeles*, описанный еще в 1804 г. Du Petit-Thouars и сближенный им с *Soulameae* (*Polygalaceae*), долгое время числился среди родов неопределенного родства (Endlicher, 1836—1840, 1841; Lindley, 1853, и др.), а затем включался в столь разные семейства, как *Hamamelidaceae*, *Leitneriaceae*, *Myricaceae*, *Euphorbiaceae*, *Rutaceae* и *Simaroubaceae*. В 1937 г. J. Leandri с полным основанием выделяет его в отдельное сем. *Didymelaceae*, которое он сближал с *Leitneriaceae*. Позднее одними авторами это семейство включалось в порядок *Leitneriales* (Melchior, цит. по: Engler, 1964), а другими — в *Euphorbiales* (Novák, 1961, 1972) или *Hamamelidales* (Cronquist, 1968). R. Thorne (1983) ставит сем. *Didymelaceae* между *Buxaceae* и *Daphniphyllaceae* в подпорядок *Buxineae* своего порядка *Pittosporales*. Основываясь на работе E. Köhler (1980), детально изучавшего морфологию пыльцы рода *Didymeles*, а также на строении устьиц и анатомии древесины, Thorne сближает *Didymelaceae* с *Daphniphyllaceae* и особенно с *Buxaceae*. Аналогичным образом поступает R. Dahlgren (1983) (*Didymelaceae* между *Buxaceae* и *Daphniphyllaceae* в отдельном порядке *Buxales*).

Одним из авторов данной статьи (Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 1980) было показано, что по совокупности своих признаков сем. *Didymelaceae* должно быть включено в надпорядок *Hamamelidanae* подкласса *Hamamelididae*, где, однако, оно занимает достаточно обособленное положение и поэтому заслуживает выделения в отдельный порядок *Didymelales*. Этот новый порядок был принят также в новейшем варианте системы A. Cronquist (1981).

К сожалению, этот чрезвычайно интересный в филогенетическом отношении род все еще недостаточно изучен. Очень слабо изучена, в частности, анатомия древесины, которая лишь очень кратко была описана J. Leandri (1937) и одним из нас (Тахтаджян, 1966). Задачей настоящего сообщения являлось восполнить этот пробел в познании рода *Didymeles*.

Для исследования в нашем распоряжении был образец зрелой древесины *Didymeles madagascariensis* Willd., полученный А. Л. Тахтаджяном из Мадагаскара (Capuron 90).

Исследования проводили на световом микроскопе и на электронном сканирующем JSM 35. Для светового микроскопа препараты были приготовлены обычным способом, а для исследования на СЭМе мы использовали микротомные срезы из сухой древесины и срезы, сделанные безопасной бритвой из древесины, предварительно проваренной в воде.

Анатомическое строение древесины

Слои прироста всегда отсутствуют. Просветы сосудов распределены более или менее равномерно и не образуют рисунка (см. таблицу, *1*). Древесина состоит из сосудов, волокнистых трахеид и лучевой паренхимы. Характерно полное отсутствие древесинной паренхимы. Сосуды среднего размера, умеренно многочисленные, одиночные, в цепочках по 2—3 или группами по 4. Стенки сосудов слабо утолщены, а полость крупная. Очертания просветов многоугольно-округлые. Перфорации только лестничные, на косой поперечной стенке, причем членики сосудов удлиненные и заканчиваются широким клювом (см. таблицу, *18*). Число перекладин достигает 50, но обычно 25—30. Исследования на СЭМе позволили выявить различные вариации лестничной перфорации (см. таблицу, *3—6*). Перекладины перфорации широкие, часто бифуркирующие; на конце членика сосуда лестничная перфорация заменяется сетчатой, а затем переходит в очередную поровость. Поровость стенок сосудов различна в зависимости от того, с какими элементами они граничат. Межсосудистая поровость нечетко выраженная, супротивная и очередная. Поры округлые, сравнительно крупные, окаймленные, с косым, но не щелевидным отверстием (см. таблицу, *8*).

Как показали исследования на электронном сканирующем микроскопе, у *D. madagascariensis* имеется большое разнообразие типов пор между структурными элементами и главным образом между стенками сосудов и лучевых клеток. К сожалению, из-за недостатка места мы не смогли показать все разнообразие этих пор.

Поры между стенками сосудов и клетками лучей двух типов — полуокаймленные и простые. Характер их зависит от типа клетки луча: между лежачими клетками луча и стенкой сосуда поры простые, мелкие, чечевицеобразные, вытянутые вдоль горизонтальной оси (см. таблицу, *9*). В месте контакта квадратной или стоячей клетки луча и стенки сосуда поры полуокаймленные, так называемые односторонне сложные: каждая лестничная пора граничит с несколькими окаймленными порами стенки сосуда (см. таблицу, *13*, *14*). Поры между стенками лежачих клеток луча простые, многочисленные, овальные; поры на горизонтальных стенках лучевых клеток простые, округлые, с утолщенным краем (см. таблицу, *15*).

Лучи однорядные и многорядные (до 4-рядных). Однорядные лучи палисадно-гомогенные, высотой до 10 слоев, составлены из высоких прямоугольных клеток. На поперечном срезе они выделяются среди волокон своими тонкими стенками и крупными полостями (см. таблицу, *1*).

Многорядные лучи резко гетерогенные, высотой до 30 слоев клеток, с длинными — до 10 слоев — однорядными окончаниями. Многорядная часть луча состоит из низких, длинных (вытянутых в горизонтальном направлении) лежачих клеток, а однорядные окончания составлены очень высокими стоячими клетками; переход от лежачих к стоячим клеткам довольно резкий. Все стенки всех лучевых клеток обильно пористые. Поры между стенками лежачих клеток луча простые, многочисленные, овальной формы; поры на горизонтальных стенках клеток луча простые, округлые, с утолщенным краем (см. таблицу, *15*). Только в месте контакта лучевых клеток с волокнами поры мелкие и редко расположенные.

Строение древесины *D. madagascariensis* в целом вполне вписывается в рамки обычного для древесных растений нижнего яруса лесов тропических областей Земли типа структуры водопроводящего комплекса, так как высокая влажность воздуха и почвы, снижающая интенсивность транспирации, делает такую организацию гидросистемы достаточно конкурентоспособной (Яценко-Хмелевский, Колосова, 1972), поэтому наличие даже такого признака примитивности, как лестничная перфорационная пластинка, не обязательно должно свидетельствовать о глубокой древности этого рода, тем более что организация контактов клеток лучей с сосудами у дидимелеса является вполне прогрессивной.

Как известно, этот признак в последние годы интенсивно исследовался в ФРГ школой профессора R. Braun (1984), и у нас группой М. И. Колосовой в лаборатории тропических древесин Ленинградской лесотехнической академии (Мегахид, 1978; Хумбо Салазар, 1985). По классификации Braun, несколько

видоизмененной Мегахидом, дидимелес относится к растениям с гидросистемой контактного типа, у которых все клетки лучей сообщаются с сосудами обильными порами различного типа. Такая структура рассматривается школой Braun как высокоспециализированная. Отметим, что работы как Braun и его сотрудников, так и исследователей из Лесотехнической академии проводились на уровне световой микроскопии, почему приведенные в настоящей работе снятые на СЭМ фотографии контактов лучей с сосудами, безусловно, вскрывают некоторые важные детали этих структур, имеющих существенное значение для обеспечения нормального водного тока как раз в условиях пониженной транспирации (Braun, 1984). Признак этот («контактные лучи») впрочем достаточно обычен и был отмечен Мегахидом для 589 видов из числа изученных им 720.

Для *D. madagascariensis* весьма своеобразной чертой является отсутствие в его древесине осевой паренхимы. Признак этот в свое время обсуждался D. Kribs (1937), который рассматривал его скорее как свидетельство примитивности, хотя и допускал исчезновение его в результате утраты. Позднее к этому вопросу вернулся S. Carlquist (1975), считавший, что отсутствие осевой паренхимы следует рассматривать именно как ее утерю, чему благоприятствует наличие стоячих однорядных лучей и длинных однорядных окончаний многорядных лучей, т. е. такой структуры, которая как раз характерна для *D. madagascariensis.* Carlquist привел список 18 семейств, для которых отметил отсутствие паренхимы или ее чрезвычайно скудное развитие. Не перечисляя эти семейства, укажем все же, что среди них нет ни одного так или иначе близкого к тем семействам, с которыми обычно сближали *Didymeles*, кроме *Euphorbiaceae*, резко, однако, отличных по признакам строения древесины от интересующего нас вида.

Отметим еще одну выявленную нами особенность в древесине *D. madagascariensis* — наличие септированных волокнистых трахеид. По данным C. Metcalfe и L. Chalk (1983), септированные волокна отсутствуют у представителей *Daphniphyllaceae*, *Hamamelidaceae*, *Buxaceae*, тогда как наличие этого признака у *D. madagascariensis* хорошо коррелирует с отсутствием осевой паренхимы и свидетельствует об особом пути формирования у него гидросистемы.

Таким образом, детальное исследование древесины *D. madagascariensis* еще раз подтверждает необходимость выделения этого рода в особое сем. *Didymelaceae* и даже в отдельный порядок *Didymelales*.

ЛИТЕРАТУРА

Мегахид М. М. Эволюция связи лучевой паренхимы с водопроводящей системой в древесине покрытосеменных двудольных: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1978. 20 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 612 с. — *Хумбо Салазар К.* Взаимосвязь признаков строения сердцевинных лучей водопроводящей системы и осевой паренхимы в древесине покрытосеменных растений: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1985. 20 с. — *Яценко-Хмелевский А. А.*, *Колосова М. И.* Роль анатомических особенностей древесины в сложении тропического дождевого леса. — В кн.: Лесное хозяйство и лесная промышленность СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1972, с. 384—390. — *Braun R. J.* The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. — IAWA Bul., 1984, N 5, p. 275—294. — *Carlquist S.* Ecological strategies of xylem evolution. Berkeley: Calif. Univ. Press, 1975. 259 p. — *Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. Boston: Mifflin, 1968. 396 p. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p. — *Dahlgren R. M.* A revised system of classification of the angiosperms. — Bot. J. Linn. Soc., 1980, vol. 80, N 2, p. 91—124. — *Dahlgren R. M.* General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. — Nord. J. Bot., 1983, vol. 3, p. 119—149. — *Du Petit-Thouars L. M. A.* Histoire des végétaux recueilles sur les Isles de France, La Réunion (Bourbon) et Madagascar. Paris, 1804. 40 p. — *Endlicher S.* Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Vindobonae, 1836—1840. 1483 p. — *Endlicher S.* Enchiridion botanicum exhibens classes et ordines plantarum. Lipsiae; Viennae, 1841. 763 p. — *Köhler E.* Zur Pollenmorphologie und systematischen Stellung der *Didymelaceae* Leandri. — Fed. Repert., 1980, Bd 91, S. 581—591. — *Kribs D. A.* Salient lines of structural specialization in the wood parenchyma of dicotyledons. — Bul. Torey Bot. Club, 1937, N 64, p. 177—186. — *Leandri J.* Sur l'aire et la position systematique du genere malgache *Didymeles* Thouars. — Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 10, 1937, vol. 19, p. 309—317. — *Lindley J.* The vegetable Kingdom: of the structure, classification, and uses of plants, illustrated upon the natural system. 3rd ed. London, 1853. 908 p. — *Melchior H.* — In: *Engler A.* Syllabus der Pflanzenfamilien, 12. Aufl. Herausgegeben von Melchior. II (Angio-

spermae). Berlin, 1964. 367 S. — *Metcalfe C. R.*, *Chalk L.* Anatomy of the Dicotyledons. Oxford: Clarendon Press, 1983. 297 p. — *Novák F. A.* Vyšši rostliny. *Tracheophyta.* Praha: Academia, 1961. 941 c. — *Novák F. A.* Vyšši rostliny. *Tracheophyta.* Praha: Academia, 1972. 987 c. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Thorne R. F.* Proposed new realigments in the angiosperms. — Nord. J. Bot., 1983, vol. 3, p. 85—117.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Лесотехническая академия.

Получено 24 I 1986.

УДК 581.8 : 581.47 : 582.542.2

Бот. журн., т. 71, № 9

С. Н. Трифонова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПЛОДОВ ВИДОВ РОДА *KOBRESIA* (*CYPERACEAE*) И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

S. N. TRIFONOVA. COMPARATIVE ANATOMY OF THE FRUITS OF THE GENUS *KOBRESIA* (*CYPERACEAE*) AND ITS SIGNIFICANCE FOR THE SYSTEMATICS

Рассматривается в сравнительно-анатомическом плане строение плодов представителей рода *Kobresia*. Указываются дополнительные признаки, имеющие диагностическое значение, которые можно использовать для целей систематики этого рода. Составлен ключ для определения секций и подсекций рода *Kobresia* по анатомическому строению перикарпия.

Род *Kobresia* насчитывает около 40 видов, распространенных в умеренном и холодном поясах северного полушария, преимущественно в высокогорьях Азии, немногие виды встречаются в Арктике (Егорова, 1976, 1982). На территории СССР, по результатам последней обработки Т. В. Егоровой (1983), произрастают 15 видов и подвидов, которые сгруппированы в 2 секции — *Simplices* и *Kobresia*.

При изучении систематики рода *Kobresia* исследователи неизбежно сталкиваются с рядом трудностей, вызванных очень сходной морфологией вегетативных и генеративных органов его видов. В подобных случаях для четкого разграничения видов необходимо применять по возможности большее число диагностических признаков.

В систематических исследованиях различных групп цветковых растений уже давно используют анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры, считая эти признаки более константными по сравнению с признаками анатомического строения вегетативных органов (Kraus, 1866—1867; Алявдина, 1931; Marek, 1958; Сафина, Пименов, 1983, и др.).

Анатомическое строение плода у представителей рода *Kobresia* изучено далеко недостаточно. S. Marek (1958) привел сведения (с рисунками) по анатомии плода только *K. caricina* Willd. и *K. myosuroides* (Vill.) Fiori (=*Elyna myosuroides* (Vill.) Fritsch.).

Целью нашего исследования было изучение анатомического строения плода у представителей рода *Kobresia* для выявления признаков, которые можно использовать при решении вопросов систематики.

Исследовали зрелые плоды всех 15 видов и подвидов флоры СССР. Изучали фиксированный в 70 %-ном спирте материал, собранный автором во время экспедиции в Среднюю Азию, и сухие плоды растений, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и Гербарии института ботаники АН Таджикской ССР. Большинство видов исследуемого рода было изучено в трех повторностях, взятых из разных географических точек. Сухие плоды предварительно разваривали в течение 1 ч, затем помещали в размягчающую смесь, состоящую из воды, спирта и глицерина в равных пропорциях, не менее чем на 5 сут. Срезы делали от руки через середину плода и окрашивали спирто-

вым раствором сафранина в глицерине для выявления одревесневших оболочек клеток, суданом-III — для обнаружения кутикулы и жироподобных веществ, хлор-цинк-иодом — для выявления целлюлозы. После окраски срезы заключали в глицерин-желатину. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-6.

Результаты и их обсуждение

Плод кобрезии ореховидный, нераскрывающийся, обычно трехгранный (Егорова, 1982). На поперечном срезе он имеет округло-треугольную форму (см. рисунок, *1*). Семена с хорошо развитым эндоспермом, содержащим масло, крахмал, белок (Поддубная-Арнольди, 1982). После обработки препаратов суданом-III было выявлено, что капли масла распределены по всей массе эндосперма, но в большей степени концентрируются в периферической его зоне. В этой же зоне располагается белковый слой, состоящий из 1—3 рядов клеток, в более глубоких зонах содержимое клеток составляет крахмал. Зародыш кобрезии имеет небольшие размеры (см. рисунок, *2*).

Семенная кожура зрелых плодов у всех изученных нами видов имеет общий план строения (см. рисунок, *3*). В ней сохраняется только наружная эпидерма наружного интегумента, клетки которой имеют утолщенные внутреннюю и боковые стенки и очень тонкую наружную стенку, которая часто разрушается. В таком случае на поперечном срезе отчетливо видны лишь зубцы утолщений боковых стенок. Вплотную к эпидерме примыкает бесструктурный слой коричневого цвета. Такое строение семенной кожуры свойственно всем изученным видам, различия состоят в незначительно изменяющихся размерах клеток эпидермы и толщине бесструктурного слоя.

Вследствие большого сходства строения семенной кожуры у всех изученных видов данные анатомии семян для систематики рода *Kobresia* значения не имеют.

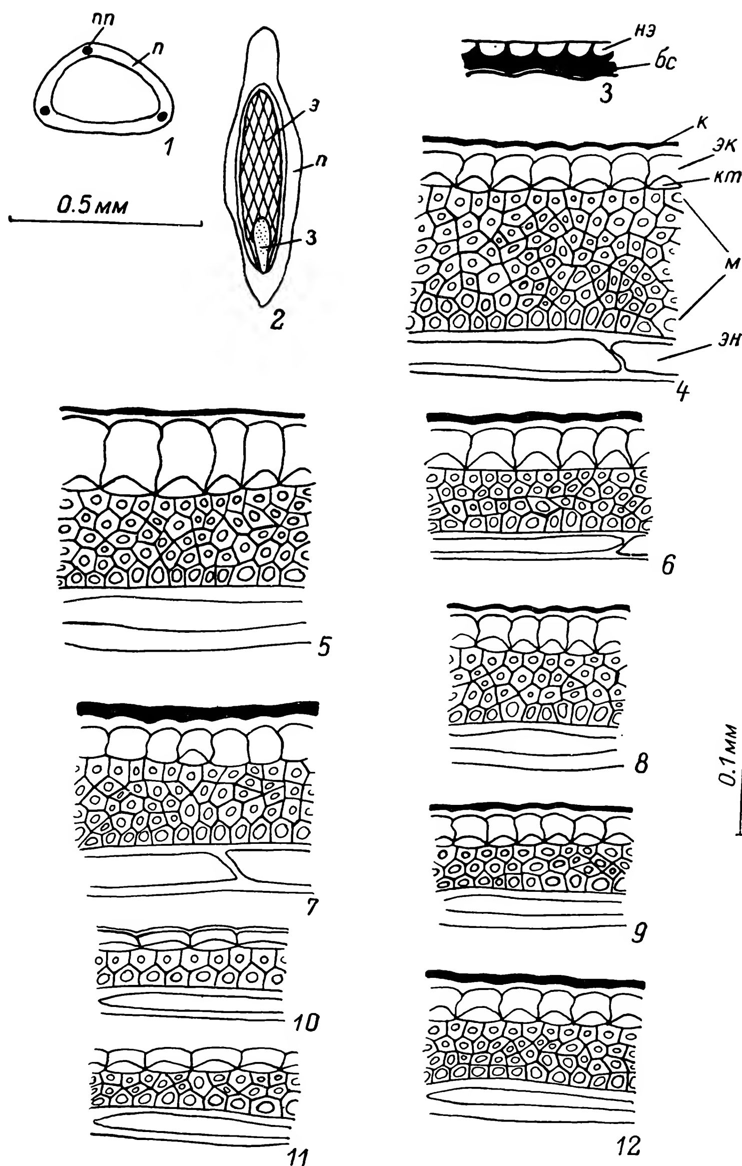
В перикарпии видов этого рода, как и у других представителей сем. *Cyperaceae* (Wilczek, 1892; Marek, 1958), выделены 3 гистологические зоны: наружная эпидерма (экзокарпий), склеренхимный слой (мезокарпий) и внутренняя эпидерма (эндокарпий — см. рисунок, *4*).

Экзокарпий представлен клетками прямоугольной (на поперечном срезе) формы различного размера. В полости каждой клетки у большинства видов заметно кремнеземное тело конической формы, расположенное на внутренней тангенциальной стенке (см. рисунок, *4*). У некоторых видов кремнеземное тело встречается не в каждой клетке (*7*). Наружная стенка клеток часто бывает утолщена, на ее поверхности имеется кутикула.

Мезокарпий однородный, состоит из 2—8 рядов склереид.

Эндокарпий представлен клетками, вытянутыми в тангенциальном направлении, оболочки их остаются неодревесневшими. Таков общий план строения околоплодника у всех изученных видов. Однако имеются и специфические особенности, характерные как для групп, так и для отдельных видов. Этими особенностями являются степень утолщения наружной стенки экзокарпия, толщина кутикулы на ее поверхности, расположение кремнеземных тел в клетках экзокарпия и степень развития механической ткани (число рядов склереид). Исследование показало, что перечисленные признаки являются устойчивыми в пределах вида. По совокупности этих признаков было выделено 5 вариантов анатомического строения околоплодника кобрезии.

I вариант имеют *K. sibirica* (Turcz. ex Ledeb.) Boeck., *K. schoenoides* (C. A. Mey.) Steud., *K. smirnovii* Ivanova, *K. pamiroalaica* Ivanova (см. рисунок, *4*, *5*). Наружная стенка клеток экзокарпия утолщена (от 3 до 3.9 мкм), слой кутикулы тонкий (от 1 до 1.5 мкм). В полости каждой клетки отчетливо заметно кремнеземное тело. Мезокарпий мощный, состоит из 5—8 рядов склереид. Виды, имеющие I вариант строения околоплодника, отличаются друг от друга формой и размерами клеток экзокарпия и числом рядов склереид в мезокарпии. У *K. sibirica* и *K. smirnovii* клетки экзокарпия слегка вытянуты в тангенциальном направлении. У *K. schoenoides* клетки квадратные или чуть вытянуты в радиальном направлении, а у *K. pamiroalaica* клетки сильно вытянуты в радиальном направлении. Мезокарпий у *K. sibirica* и *K. schoenoides* представлен 7—8 рядами склереид, а у *K. smirnovii* и *K. pamiroalaica* — 5—6.



Анатомическое строение плода видов рода *Kobresia*.

1, 7 — *K. macrolepis*; *2, 10* — *K. stenocarpa*; *3, 4* — *K. schoenoides*; *5* — *K. pamiroalaica*; *6* — *K. filifolia*; *8* — *K. humilis*; *9* — *K. persica*; *11* — *K. simpliciuscula* subsp. *simpliciuscula*; *12* — *K. simpliciuscula* subsp. *subfilifolia*. *1* — форма поперечного среза плода; *2* — продольный срез плода; *3* — строение семенной кожуры; *4—12* — строение перикарпия (поперечный срез). *бс* — бесструктурный слой, *з* — зародыш, *к* — кутикула, *кт* — кремнеземное тело, *м* — мезокарпий, *нэ* — наружная эпидерма, *п* — перикарпий, *пп* — проводящий пучок, *э* — эндосперм, *эк* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий.

II вариант свойствен *K. filifolia* (Turcz.) C. B. Clarke и *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. subsp. *subfilifolia* (Egor., Jurtz. et Petrovsky) Egor. (см. рисунок, *6*, *12*). Околоплодник у них имеет очень сходное строение. Клетки экзокарпия со значительно утолщенной (4.4—4.5 мкм) наружной стенкой и довольно мощным (2 мкм) слоем кутикулы. В полости каждой клетки присутствует кремнеземное тело. Мезокарпий состоит из 4 рядов склереид.

III вариант имеют *K. capilliformis* Ivanova, *K. myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol., *K. macrolepis* Meinsh., *K. ovczinnikovii* Egor. (см. рисунок, *7*). Наружная стенка клеток экзокарпия очень сильно утолщена (от 6.3 до 7.5 мкм), кутикула очень мощная (3—4 мкм). Кремнеземное тело встречается не в каждой клетке. Мезокарпий состоит из 4 рядов склереид. Виды этой группы по строению околоплодника надежно не различаются.

IV вариант обнаруживается у *K. humilis* (C. A. Mey. ex Trautv.) Serg. и *K. persica* Kük. et Bornm. (см. рисунок, *8*, *9*). Наружная стенка клеток экзокарпия утолщена (3 мкм), кутикула тонкая (1 мкм). Кремнеземное тело встречается в каждой клетке. Мезокарпий у *K. humilis* представлен 4 рядами склереид, у *K. persica* — 3.

V вариант имеют *K. stenocarpa* (Kar. et Kir.) Steud., *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. subsp. *simpliciuscula*, *K. simpliciuscula* subsp. *subgolarctica* Egor. (см. рисунок, *10*, *11*). Наружная стенка клеток экзокарпия утолщена очень незначительно, кутикула на ее поверхности не видна, кремнеземное тело присутствует в каждой клетке. Мезокарпий состоит из 2—3 рядов склереид. Перикарпии у *K. simpliciuscula* subsp. *simpliciuscula* и *K. simpliciuscula* subsp. *subgolarctica* по строению не различаются. Они представлены клетками экзокарпия с тонкими стенками, мезокарпий состоит из 2—3 рядов склереид. У *K. stenocarpa* клетки экзокарпия имеют незначительное утолщение наружной стенки, мезокарпий всегда образован 2 рядами склереид.

Выделенные нами по признакам анатомического строения околоплодника варианты совпадают с делением рода *Kobresia* на подсекции, предложенным Егоровой (1983). В sect. *Simplices* Clarke представители subsect. *Sibiricae* (Ivanova) Egor. имеют I вариант строения околоплодника, subsect. *Filifoliae* (Ivanova) Egor. — II вариант, subsect. *Capillifoliae* Egor. — III вариант; в sect. *Kobresia* представители subsect. *Humiles* (Ivan.) Egor. имеют IV вариант строения, subsect. *Kobresia* — V вариант.

Помимо достаточно четко выраженных различий в строении околоплодника на уровне секций и подсекций, имеются различия и между отдельными видами. Например, трудно различимые виды из subsect. *Humiles* — *K. humilis* и *K. persica*, которые при определении нередко смешивают друг с другом или принимают за *K. simpliciuscula* (subsect. *Kobresia*), четко идентифицируются по числу рядов склереид и строению клеток экзокарпия, что подтверждает их обособленность.

Подвид *K. simpliciuscula* subsp. *subfilifolia* (см. рисунок, *12*) значительно отличается от сходных между собой *K. simpliciuscula* subsp. *simpliciuscula* и *K. sumpliciuscula* subsp. *subgolarctica* (см. рисунок, *11*) и обнаруживает полное сходство по строению перикарпия с *K. filifolia* (см. рисунок, *6*). Подвид *subfilifolia* в разное время относили то к *K. simpliciuscula* (Юрцев и др., 1979), то к *K. filifolia* (Юрцев, 1981). В новой системе рода Егорова (1983) этот подвид снова включила в *K. simpliciuscula*. Анатомическое строение околоплодника subsp. *subfilifolia* свидетельствует в пользу принадлежности его к *K. filifolia*, а не *K. simpliciuscula*.

Из сказанного следует:

1. Анатомическое строение семенной кожуры кобрезии не может быть использовано как дополнительный диагностический признак из-за его большого сходства у разных видов.

2. Анатомическое строение перикарпия подтверждает естественный характер системы рода *Kobresia*, предложенной Егоровой.

3. Диагностическое значение имеют следующие признаки строения перикарпия: степень утолщения наружной стенки клеток экзокарпия и мощность кутикулы, наличие кремнеземного тела во всех или только в некоторых клетках экзокарпия; степень развития мезокарпия (число рядов склереид). Эти признаки использованы при составлении ключа для определения секций и подсекций рода *Kobresia* по анатомическому строению перикарпия.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕКЦИЙ И ПОДСЕКЦИЙ РОДА *KOBRESIA* ПО АНАТОМИЧЕСКОМУ СТРОЕНИЮ ПЕРИКАРПИЯ

1. Наружная стенка клеток экзокарпия значительно утолщена (3—7.5 мкм), кутикула тонкая (1—1.5 мкм) или толстая (2—4 мкм). Кремнеземное тело присутствует в каждой клетке или только в некоторых клетках. Мезокарпий из 4—8 рядов склереид . . . . Sect. *Simplices* . . . 2.

+ Наружная стенка клеток экзокарпия утолщена (3 мкм) или не утолщена, кутикула тонкая (1 мкм) или не видна совсем. Кремнеземное тело всегда

присутствует в каждой клетке. Мезокарпий из 2—4 рядов склереид . . . . Sect. *Kobresia* . . . 5.

2. Мезокарпий из 5—8 рядов склереид . . . . 3.

\+ Мезокарпий из 4 рядов склереид . . . . 4.

3. Кремнеземное тело присутствует в каждой клетке экзокарпия, наружная стенка клеток (3—3.9 мкм) и кутикула (1—1.5 мкм) тонкие . . . . Subsect. *Sibiricae* (*K. sibirica*, *K. smirnovii*, *K. schoenoides*, *K. pamiroalaica*).

\+ Кремнеземное тело встречается только в некоторых клетках экзокарпия, наружная стенка его клеток (6.3—7.5 мкм) и кутикула (3—4 мкм) толстые . . . . Subsect. *Capillifoliae* (*K. capilliformis*, *K. ovczinnikovii*, *K. macrolepis*, *K. myosuroides*).

4. Кремнеземное тело присутствует в каждой клетке экзокарпия, наружная стенка клеток (4.4—4.5 мкм) и кутикула (2 мкм) довольно толстые . . . . Subsect. *Filifoliae* (*K. filifolia*: subsp. *filifolia*, subsp. *subfilifolia*).

\+ Кремнеземное тело встречается только в некоторых клетках экзокарпия, наружная стенка его клеток (6—7.5 мкм) и кутикула (3—4 мкм) толстые . . . . Subsect. *Capillifoliae* (*K. capilliformis*, *K. ovczinnikovii*, *K. macrolepis*, *K. myosuroides*).

5. Мезокарпий из 3—4 рядов склереид; наружная стенка клеток экзокарпия (3 мкм) и кутикула (1 мкм) тонкие . . . . Subsect. *Humiles* (*K. humilis*, *K. persica*).

\+ Мезокарпий из 2—3 рядов склереид; наружная стенка клеток экзокарпия не утолщена, кутикула не заметна . . . . Subsect. *Kobresia* (*K. stenocarpa*, *K. simpliciuscula*: subsp. *simpliciuscula*, *subgolarctica*).

Исследованные образцы:

K. sibirica — Свердловская обл., Евский перевал, гора Конжаковский камень, 1959, Сторожева; Восточный Саян, Тункинские альпы, оз. Хонголдой, 1957, Малышев, Мисюра; Якутия, низовья р. Оленек, окр. пос. Таймылыр, 1960, Юрцев (LE).

K. pamiroalaica — Алайский хребет, р. Айляма, 1930, Юзепчук (LE); северный склон Гиссарского хребта, перевал Анзоб, 1984 (личные сборы автора).

K. smirnovii — Казахская ССР, верховья р. Терекаы, 1965, Егорова (LE).

K. schoenoides — Главный Кавказ, Грузия, Казбек, 1970, Меницкий (LE).

K. filifolia — Якутск, р. Лена, 1928; Коржевин; Верхоянский р-н, долина р. Болдымбы, 1958; Беляева; Намский р-н, окр. пос. Хатырык, пойма р. Лены, 1966, Баишеева (LE).

K. capilliformis — верховье р. Сумбе, Кетменский хребет, 1931, Родин (LE).

K. ovczinnikovii — ТаджССР, Восточный Памир, р. Акбайтал, 1964, Грубов, Курбанбеков, Юнусов (LE).

K. macrolepis — Южно-Осетинский горно-луговой стационар, с.-з. склон вулкана Фидар-Хох, 1939, Дарбин (LE).

K. myosuroides — Восточный Алтай, хр. Куркуре, 1977, Кузнецова (LE).

K. humilis — Джунгарский Алатау, Семиреченская обл., ущелье Алтыбай-Су, 1909, Липский (LE); Алайский хребет, междуречье рек Сарык-Могол и Джантык, 1955, Сидоров (TAD).

K. persica — северный склон Туркестанского хребта, верховье р. Кара-Су, 1937, Афанасьев (LE); Зеравшанский хребет, бассейн р. Паструд-Дарьи, 1967, Чукавина (TAD); северный склон Гиссарского хребта, перевал Анзоб, 1984 (личные сборы автора).

K. stenocarpa — Джунгарский Алатау, верховья р. Коксу, 1948, Голоскоков (LE); Восточный Памир, окр. биологического стационара Чечекты, 1959, Чукавина (TAD).

K. simpliciuscula subsp. *simpliciuscula* — Коми АССР, Интинский р-н, к с.-в. от горы Народы, 1972, Лащенкова (LE).

K. simpliciuscula subsp. *subgolarctica* — Якутия, Булунский р-н, р. Оленек, кряж Чекановского, 1960; Юрцев, Фокин; северный Урал, Евский перевал, 1959, Игошина (LE).

K. simpliciuscula subsp. *subfilifolia* — Якутия, Оленекский р-н, бассейн

р. Далдын, приток р. Мархи, 1957, Лукичева, Самарина; Чукотский п-ов, каньон Путукунейвеем, 1972, Разживин, Секретарева, Юрцев (LE).

В заключение благодарю Т. В. Егорову за помощь в получении материала для исследования и консультации.

ЛИТЕРАТУРА

Алявдина А. А. Значение анатомии плодов и семян для систематики семейства *Cruciferae*. — Журн. Рус. бот. об-ва, 1931, т. 16, № 1, с. 85—99. — *Егорова Т. В.* Сем. *Cyperaceae*. — В кн.: Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976, т. 2, с. 83—219. — *Егорова Т. В.* Сем. Cyperaceae. — В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982, т. 6, с. 292—310. — *Егорова Т. В.* Система и конспект рода *Kobresia* Willd. (Cyperaceae) флоры СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1983, т. 20, с. 67—85. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 351 с. — *Сафина Л. К., Пименов М. Г.* Карпологические особенности видов рода *Ferula* подрода *Peucedanoides* (*Apiaceae*) в связи с систематикой рода. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 730—739. — *Юрцев Б. А.* Семь новых таксонов цветковых растений из северо-восточной Азии и соседних территорий. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 7, с. 1041—1046. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщение I. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1979, т. 84, № 5, с. 111—122. — *Kraus Gr.* Ueber den Bau trockner Pericarpien. — Jb. Wiss. Bot., Leipzig, 1866—1867, S. 83—126. — *Marek S.* Studia nad anatomią owoców europejskich rodzajów podrodzin: *Scirpoideae* Pax, *Rynchosporoideae* Aschers. et Graebner i części *Caricoideae* Pax. — Monogr. Bot., 1958, vol. 6, s. 151—177. — *Wilczek E.* Beiträge zur Kenntniss des Baues der Frucht und des Samens der Cyperaceen. — Bot. Zentralbl., 1892, Bd 51, N 5—6, S. 129—138; N 7, S. 193—201; N 8, S. 225—233; N 9, S. 257—265.

Ленинградский государственный педагогический институт. Получено 3 VI 1985.

УДК 576.316.7 : 582.4/9 : 582 : 665.347.4 — Бот. журн., т. 71, № 9

А. Л. Буданцев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ РОДА *DRACOCEPHALUM* (*LAMIACEAE*)

A. L. BUDANTZEV. CHROMOSOME NUMBERS AND SOME PROBLEMS IN THE SYSTEMATICS OF THE GENUS *DRACOCEPHALUM* (*LAMIACEAE*)

Определены числа хромосом для 16 видов рода *Dracocephalum*, из которых впервые исследовали 6 видов. Для 3 видов приведены новые числа хромосом. Рассмотрены некоторые вопросы систематики и пути преобразования чисел хромосом видов рода *Dracocephalum*.

Род *Dracocephalum* L. — змееголовник — в настоящее время включает около 700 таксонов в рангах вида или подвида. Из них во флоре СССР числится 41 вид (Черепанов, 1981). Большинство видов рода *Dracocephalum* произрастает в горных районах Южной Сибири, Казахстана, Средней Азии и на Кавказе. Наиболее полно изучена кариология видов, распространенных в Сибири и на Дальнем Востоке. Из 20 встречающихся здесь видов числа хромосом определены для 17 (Крогулевич, Ростовцева, 1984). В меньшей степени изучены змееголовники Кавказа и почти не изучали виды данного рода, произрастающие в Казахстане и Средней Азии. В связи с этим цель нашей работы заключалась в определении чисел хромосом главным образом казахстанско-среднеазиатских видов.

Материалом для исследования служили корешки проростков, полученных при проращивании семян, собранных в естественных условиях во время экспедиций в Закавказье (1983 г.), Казахстан и Среднюю Азию (1984 г.). Корешки фиксировали в смеси 96 %-ного спирта с ледяной уксусной кислотой (3 : 1) с добавлением 2 % формалина (Карамова и др., 1980). Корешки перед фиксацией обрабатывали 0.001 %-ным раствором колхицина в течение 4ч. Окраску

корешков проводили по Фёльгену. Приготовляли давленые препараты с последующими проводкой через бутиловые спирты и ксилолы и заключением в бальзам. Исследовали не менее 3 проростков с подсчетом числа хромосом в 10 и более метафазных пластинках. Гербарные образцы собранных нами видов хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Род *Dracocephalum* принадлежит к одному из немногих родов семейства губоцветных, для которых характерны три основных числа хромосом, равных 5, 6 и 7. Некоторым надвидовым таксонам свойственно лишь одно основное число.

Наиболее разработанная система отечественных видов рода змееголовник, принадлежащая Б. К. Шишкину (1954), построена на основе систем, предложенных G. Bentham (1832—1836) и J. Briquet (1897). Согласно системе Шишкина, род подразделяется на три подрода: *Dracocephalum* (=*Eudracocephalum* Briq.), *Ruyschiana* (Mill.) Benth. и *Fedtschenkiella* (Kudr.) Schischk., виды которых различаются особенностями строения венчика. Виды подрода *Dracocephalum*, произрастающие в СССР, входят в состав одной секции *Dracocephalum* (=*Bugul-dea* Benth.), состоящей из 5 подсекций, выделенных по форме листьев, прицветников и чашечки.

Все три вида подрода *Ruyschiana* — *D. argunense*, *D. austriacum* и *D. ruyschiana* — характеризуются одинаковым диплоидным набором хромосом (2n=14). Для монотипного подрода *Fedtschenkiella*, представленного *D. stamineum*, определено одно число 2n=10. Большинство видов подрода *Dracocephalum*, принадлежащих подсекциям *Keimodracontes* Briq., *Idiodracontes* Briq. и *Dracocephalum* (=*Stenodracontes* Briq.), имеют кариотипы с числом хромосом, кратным 6. При этом особого внимания заслуживает состав подсекций *Calodracontes* Briq. и *Dolichodracontes* Schischk. Из 8 видов подсекции *Calodracontes* числа хромосом определены для 5 видов: *D. altaiense* (2n=14), *D. grandiflorum* (2n=14), *D. multicolor* (2n=12), *D. stellerianum* (2n=24) и *D. fragile* (2n≈80). По ряду морфологических признаков, таких как наличие прикорневой розетки листьев, слабое облиствение стебля, форма прицветников и центрального зубца верхней губы чащечки, *D. altaiense*, *D. grandiflorum* и *D. imberbe* преставляют собой виды близких групп родства. *D. multicolor* и *D. stellerianum* хорошо отличаются от остальных видов подсекции *Calodracontes* отсутствием прикорневой розетки листьев, формой прицветников и своеобразным венчиком с дуговидно изогнутой верхней губой. *D. fragile*, вероятно, гибридного происхождения, по форме листьев и чашечки более близок к *D. stellerianum*.

Подсекция *Dolichodracontes* состоит из трех видов: *D. nodulosum* (2n=12, 24), *D. oblongifolium* (2n=14, 28), *D. scrobiculatum* (2n=12). *D. nodulosum* в отличие от остальных видов данной подсекции имеет длинно остевидно-зубчатые прицветники, а также широко обратнояйцевидный центральный зубец верхней губы чашечки. *D. oblongifolium* отличается от *D. scrobiculatum* по форме чашечки и листьев. Наконец, все три вида имеют разный цвет венчика: у *D. nodulosum* он светло-желтый, у *D. oblongifolium* — темно-синий, а у *D. scrobiculatum* — розовый.

Для обеих подсекций, таким образом, характерны 12 и 14 хромосом, что может служить подтверждением наличия нескольких групп родства видов, входящих в подсекции *Calodracontes* и *Dolichodracontes*.

С другой стороны, в роде *Dracocephalum* у ряда морфологически чрезвычайно близких видов из разных групп родства наблюдается различное основное число хромосом: *D. moldavica* (2n=10) и *D. foetidum* (2n=12), *D. fruticulosum* (2n=20) и *D. karataviense* (2n=36), *D. nutans* (2n=10) и *D. thymiflorum* (2*n*=14, 20). В связи с этим можно предполагать развитие в роде анеуплоидных процессов, в результате которых происходило как увеличение числа хромосом, так и его сокращение без значительных морфологических преобразований вегетативных и генеративных органов. С анеуплоидией, по-видимому, связано непостоянство числа хромосом у таких видов, как *D. origanoides* (2n=20, 24) и *D. peregrinum* (2n=10, 12).

Характерно, что наиболее резко обособленные друг от друга виды или группы видов имеют 2n=10 (*D. stamineum*, *D. nutans*) и 2n=14 (виды подрода *Ruyschiana*, *Dracocephalum grandiflorum*, *D. parviflorum*), причем если *D. stamineum* и *D. nutans* можно рассматривать как эволюционно более продвинутые виды, то *D. gran-*

Результаты нашего исследования, а также литературные данные по числам хромосом видов рода *Dracocephalum* сведены в таблицу

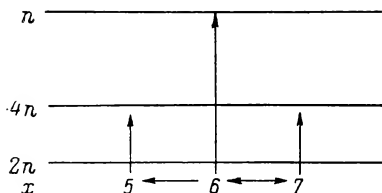
Вид	Соматическое число хромосом 2 n	Место сбора	Автор
D. altaiense Laxm.	14	Алтай	Соколовская, Стрелкова, 1938
	14	Алтай	Соколовская, Стрелкова, 1948
	14	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, верховье р. Нарын, 2300 м над ур. м.	Ростовцева, 1977
	14	Тувинская АССР, Кая-Хемский р-н, поляна у дороги	То же
D. argunense Fisch. ex Link	14	Приморский край, южная часть	Соколовская, 1966
	14	Япония, о. Хоккайдо	Taylor, in: Löve, 1967
D. austriacum L.	14	Венгрия	Bakšay, 1958
	14	Словакия	Májovský, 1978
D. bipinnatum Rupr.	12 *	КазССР, хр. Кунгей-Алатау, окр. с. Жаланаш, 2000 м над ур. м., 15 VII 1984, № 84-157, LE	Определено впервые (Буданцев)
D. botryoides Stev.	12		Вакар, Лешукова, 1970
D. discolor Bunge	12	Тувинская АССР, с. Нарын, каменистая степь, 1350 м над ур. м.	Красноборов, Ростовцева, 1975
	12	КазССР, хр. Заилийский Алатау, верховья р. Кастек, каменистые склоны, 2500 м над ур. м., 4 VII 1984, № 84-47, LE	Буданцев
D. diversifolium Rupr.	12 *	КиргССР, долина р. Талас, окр. с. Кюпре-Базар, каменистые склоны, 2000 м над ур. м., 9 VIII 1984, № 84-98, LE	Буданцев
D. foetidum Bunge	12	Монголия	Měsiček, Soják, 1973
D. fragile Turcz. ex Benth.	≈80	Восточный Саян, хр. Тункинский	Крогулевич, 1976
D. fruticulosum Steph.	20	Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, окр. с. Хайыра-кан	Ростовцева, 1977
D. grandiflorum L.	14	Становое нагорье, хр. Южно-Муйский	Крогулевич, 1971
	14	Восточный Саян, хр. Тункинский	Крогулевич, 1976, 1978
	14	Западный Саян, междуречье Устю-Эльдиг-хем и Эльдиг-хем	Малахова, 1971
	14	Горно-Алтайская АО, Онгудайский р-н, Семинский перевал, кедровое редколесье, 1950 м над ур. м., 19 VIII 1978, № 1003, NS	Ростовцева и др., 1981
D. heterophyllum Benth.	24	Памир, р. Чечекты, урочище Чоамбай, на песке, 3700 м над ур. м., 9 IX 1967, № 18 220, С. С. Иконников, LE	Захарьева, 1977
	24	Памир, урочище Чечекты, каменистые склоны, 4100 м над ур. м., 20 VII 1977, № 588, TAD	Астанова, 1981
D. imberbe Bunge	10	Алтай	Соколовская, Стрелкова, 1938
	10	То же	Соколовская, Стрелкова, 1948
	14	Горно-Алтайская АО, с. Акташ	Красноборов и др., 1980
	14	Горно-Алтайская АО, с. Кош-Агач	То же

Вид	Соматическое число хромосом 2n	Место сбора	Автор
	14	КиргССР, Киргизский хр., перевал Тюз-Ашуу, скалы, 3350 м над ур. м., 7 VIII 1984, № 84-78, LE	Буданцев
D. integrifolium Bunge	24 *	КазССР, хр. Джунгарский Алатау, низовье р. Кок-су, окр. с. Кок-су, каменистые склоны, 1300 м над ур. м., 17 VII 1984, № 84-177а, LE	»
D. karataviense Pavl. et Rold.	36 *	КазССР, Машатские горы, окр. с. Тюлькубас, каменистые склоны, 1700 м над ур. м., 15 VIII 1984, № 84-158, LE	»
D. komarovii Lipsky	12	ТаджССР, сев. склон Туркестанского хр., ущелье Кусавлисай, 2500 м над ур м., 10 IX 1977, № 87, С. М. Бондаренко, TAD	Астанова, 1981
D. moldavica L.	10		Панютина-Мухина, 1933
	10		Вакар, Лешукова, 1970
	10		Měsicěk, Soják, 1973
D. multicaule Montbr. et Auch. ex Benth.	24 *	АрмССР, северный берег оз. Севан, окр. с. Дора, каменистые склоны, 2 VIII 1983, № 83-28, LE	Буданцев
D. multicolor Kom.	12	Приморский край, прибрежные районы южного Сихотэ-Алиня	Гурзенков, 1965
	12	Приморский край, Дальнегорский р-н, г. Таланза, 5 IX 1964, VLA	Гурзенков, 1973
D. nodulosum Rupr.	12	ТаджССР, южный склон Гиссарского хребта, ущелье Сиома, розарий, 12 VII 1977, № 10 987, Т. Ф. Кочкарева, TAD	Астанова, 1981
	24	КазССР, хр. Джунгарский Алатау, низовье р. Кок-су, окр. с. Кок-су, каменистые склоны, 1300 м над ур. м., 17 VII 1984, № 84-177, LE	Буданцев
D. nutans L.	10		Вакар, Лешукова, 1970
	10	Восточный Саян, хр. Тункинский	Крогулевич, 1976
	10	КазССР, хр. Заилийский Алатау, ущелье р. Тургень, альпийский луг, 2200 м над ур. м., 7 VII 1984, № 84-77, LE	Буданцев
D. oblongifolium Regel	28	ТаджССР, Гиссарский хребет, перевал Анзоб	Болховских в: ХЧЦР, 1969
	14	КиргССР, Таласский хребет, перевал Кара-Бура, каменистые склоны, 3350 м над ур. м., 11 VIII 1984, № 84-118а, LE	Буданцев
D. origanoides Steph.	20—22	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховье р. Балыктыг-хем, 2200 м на ур. м.	Ростовцева, 1977
	20	Горно-Алтайская АО, с. Акташ	Красноборов и др., 1980
	24	КиргССР, Таласский хребет, перевал Кара-Бура, каменистые склоны, 3350 м над ур. м., 11 VIII 1984, № 84-118, LE	Буданцев

Вид	Соматическое число хромосом 2n	Место сбора	Автор
D. palmatum Steph.	12	Чукотский п-ов, Анюйское нагорье, с. Билибино, LE	Жукова, 1980
	12	Магаданская обл., Сусуманский р-н, в 5 км ЗЮЗ от Сусумана, сентябрь 1971 г.	Веселухина, 1976
	12	Западная Чукотка, верхнее течение р. Погынден, ручей Ягодный, № 74-013Т, LE	Жукова, Петровский, 1976
	12	Там же, № 74-62Т, LE	Жукова, Петровский, 1977
	12	Южная Чукотка, хр. Харыткин, бассейн р. Лесной, № 77-41, LE	Жукова, 1980
	12	Южная Чукотка, хр. Пекульней, р. Северный Пекульнейвеем, № 77-311, LE	То же
D. parviflorum Nutt.	14	Канада	Mulligan, 1957
D. peregrinum L.	10—12	Горно-Алтайская АО, Онгудайский р-н, окр. с. Хабаровка, каменистая степь, 20 VIII 1978, № 1004, NS	Ростовцева и др., 1981
	12	Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, с. Кокоря	Крогулевич, Ростовцева, 1984
	12	КазССР, южные отроги хр. Джунгарский Алатау, перевал Алтын-Эмель, осыпь, 1800 м над ур. м., 11 VII 1984, № 84-117, LE	Буданцев
D. renatii Emberg.	14	Марокко	Quezel, 1957
D. ruyschiana L.	14	Лунд	Löve, Löve, 1944
	14	Восточный Саян, хр. Тункинский, IRK	Крогулевич, 1978
	14	Ставропольский край, Скалистый хребет, гора Джангура, 8 IX 1976, LE	Магулаев, 1979
	14	Тебердинский заповедник, хр. Мусса-Ачитара, 10 VIII 1976, LE	То же
D. scrobiculatum Regel	12 *	ТаджССР, Туркестанский хребет, перевал Шахристан, осыпь, 3700 м над ур. м., 28 VIII 1984, № 84-288, LE	Буданцев
D. stamineum Kar. et Kir.	10 *	КиргССР, хр. Терскей Алатау, верховье р. Тосор, осыпь, 3600 м над ур. м., 29 VII 1984, № 84-297, LE	»
D. stellerianum Hiltenbr.	24	Становое нагорье, хр. Удокан	Крогулевич, 1971
D. subcapitatum (O. Kuntze) Lipsky	20	ТССР, хр. Копетдаг, урочище Сарым-Сакли, № 457, ASH	Чуксанова, Капланбекова, 1971
	24	ТССР, хр. Копетдаг, перевал Дайне, 15 VII 1983, № 83-157, О. П. Быкова	Буданцев
D. thymiflorum L.	20	Канада	Mulligan, 1961
	14	Финляндия	Sorsa, 1962

* Число хромосом приводится впервые.

diflorum, а также виды подрода *Ruyschiana* стоят, вероятно, ближе к исходному типу рода *Dracocephalum*. *D. grandiflorum* принадлежит к богато представленной в Юго-Западном Китае серии *Grandiflora* Wu et Wang (Wu, Wang, 1977) с характерным набором признаков: развитая прикорневая розетка, длинное опушение, неясно двугубая чашечка. Каждый из этих признаков независимо проявляется и у других видов рода. Виды серии *Grandiflora* сохранили многие черты мезоморфности, утраченные более продвинутыми видами в результате приспособления к ксерофильным условиям среднегорий и криофильным усло-



Гипотетическая схема преобразований чисел хромосом в роде *Dracocephalum*.

виям высокогорий Сибири, Казахстана, Средней и Центральной Азии. В роде *Dracocephalum* прослеживается ряд от слабо зигоморфной, неясно двугубой чашечки (секция *Sinodracon* Wu et Wang) к резко двугубой (подсекция *Dracocephalum*). Виды секции *Sinodracon* ограничены юго-западными районами Китая (Wu, Wang, 1977). К сожалению, ни один из этих видов кариологически не изучался. Характерной особенностью видов секции *Sinodracon* являются перисто-рассеченные на линейно-ланцетные доли листья и чашечка, состоящая из пяти почти одинаковых по форме и размерам зубцов. По форме чашечки *Dracocephalum argunense* тяготеет к видам секции *Sinodracon*, отличаясь линейно-ланцетными листьями. Однако другой вид подрода *Ruyschiana* — *D. austriacum* — имеет пальчато- и перисто-рассеченные листья. Вероятно, в прошлом существовала связь подрода *Ruyschiana* с видами секции *Sinodracon*, отдельные элементы которой проявляются у представителей давно обособившихся видов. Дифференциация на виды с неясно двугубой и резко двугубой чашечкой, по-видимому, произошла на ранних этапах эволюции рода *Dracocephalum*, поскольку некоторые виды подсекции *Dracocephalum* довольно резко отграничены как географически, так и морфологически. Промежуточное положение занимает *D. parviflorum* (2n=14), произрастающий в центральных и юго-западных штатах Канады и США. *D. parviflorum* — однолетнее растение и по форме листьев и прицветников близок к *D. moldavica* (подсекция *Dracocephalum*), отличаясь неясно двугубой чашечкой со скошенным зевом.

Для рода *Dracocephalum* исходным, вероятно, было основное число хромосом, равное 7, известное в настоящее время для некоторых видов, в большей или меньшей степени связанных с анцестральными типами. В результате нисходящей анеуплоидии возможно появление кариотипов с x=6 и x=5. Основные эволюционные преобразования, затронувшие числа хромосом, происходили, по-видимому с видами, у которых x=6, в результате чего могло также появиться основное число хромосом, кратное 5. Можно предполагать также самостоятельность рядов x=5 и x=7; производным последнего было основное число, равное 6. Гипотетическая схема преобразований чисел хромосом в роде *Dracocephalum* представлена на рисунке.

В трибе *Nepeteae* Benth., куда относится род *Dracocephalum*, диплоидные наборы хромосом равны 18, 34, 36 и, вероятно, основное число x=9 или кратно ему. Только у рода *Lallemantia* Fisch. et Mey., ближе всего стоящего к роду змееголовник, 2n=14. В семействе губоцветных наблюдается значительное разнообразие основных чисел хромосом — от 5 до 9, иногда и выше. Основное число, равное 7, обнаружено у таких родов, как *Salvia* L., *Plectranthus* L'Hér., *Coleus* Lour., *Thymus* L. и др. Можно предположить, что кариотип у рода *Dracocephalum* более древний, чем у остальных родов трибы *Nepeteae*, но в значительной мере измененный в недавнее время.

Благодарю В. Г. Грифа за постоянную помощь и поддержку в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Астанова С. Б. Новые данные о хромосомных числах некоторых видов губоцветных Таджикистана. — Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 1981, № 1 (82), с. 10—15. — *Вакар Б. А., Лешукова Н. Б.* Кариосистематика некоторых губоцветных (триба *Nepeteae*). — Цитология, 1970, т. 12, № 6, с. 787—789. — *Веселухина К. П.* Кариологическое изучение некоторых арктических и субарктических видов растений Колымского нагорья. — В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток: Наука, 1976, с. 111—116. — *Гурзенков Н. Н.* Изучение эндемизма флоры Приморья и Приамурья с применением кариологического метода. — В кн.: Восьмая конференция молодых ученых Дальнего Востока (секция биологических наук). Владивосток: Наука, 1965, с. 32—33. — *Гурзенков Н. Н.* Исследование хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока. — В кн.: Комаровские чтения. Вып. 20. Владивосток: Наука, 1973, с. 47—62. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом некоторых видов растений крайнего Северо-Востока СССР, II. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 7, с. 983—987. — *Жукова П. Г.* Хромосомные числа некоторых видов растений Южной

Чукотки. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 51—59. — *Жукова П. Г.*, *Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, II. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 7, с. 963—969. — *Жукова П. Г.*, *Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, III. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 1215—1223. — *Захарьева О. И.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений Памира. — В кн.: Проблемы ботаники, XIII. Флора и растительность высокогорий СССР и их хозяйственное использование. Баку: Элм, 1977, с. 15—19. *Карамова Е. И.*, *Хачикян Р. Э.*, *Аветисян А. С.*, *Масакян Ю. А.* Об интенсивности реакции Фёльгена в зависимости от способа и продолжительности фиксации. — Цитология, 1980, т. 22, № 9, с. 1046—1053. — *Красноборов И. М.*, *Ростовцева Т. С.* Числа хромосом некоторых видов растений на юге Сибири. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 6, с. 853—860. — *Красноборов И. М.*, *Ростовцева Т. С.*, *Лигус С. А.* Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири и Дальнего Востока. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 659—668. — *Крогулевич Р. Е.* Роль полиплоидии в генезисе высокогорной флоры Станового нагорья. — В кн.: Экология флоры Забайкалья. Иркутск: Наука, 1971, с. 115—214. — *Крогулевич Р. Е.* Числа хромосом некоторых видов растений Тункинских альп (Восточный Саян). — Изв. СО АН СССР, 1976, № 15, сер. биол., вып. 3, с. 46—52. — *Крогулевич Р. Е.* Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна. — В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1978, с. 19—48. — *Крогулевич Р. Е.*, *Ростовцева Т. С.* Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1984. 286 с. — *Магулаев А. Ю.* Хромосомные числа цветковых растений Северного Кавказа. Сообщ. 3. — В кн.: Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Вып. 3. Ставрополь: Ставроп. ГПИ, 1979, с. 101—106. — *Малахова Л. А.* Числа хромосом высокогорных растений Западного Саяна. — Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1971, № 1, с. 97—104. — *Панютина-Мухина В. Л.* Некоторые данные по цитоэмбриологии *Dracocephalum moldavica* L. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1933, т. 42, вып. 2, с. 162—170. — *Ростовцева Т. С.* Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири, II. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 7, с. 1034—1042. — *Ростовцева Т. С.*, *Красноборов И. М.*, *Красникова С. А.* Числа хромосом некоторых видов флоры Сибири. — В кн.: Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск: Наука, 1981, с. 215—220. — *Соколовская А. П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. — Вестн. ЛГУ, Сер. биол., 1966, № 3, вып. 1, с. 92—106. — *Соколовская А. П.*, *Стрелкова О. С.* Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая. — ДАН СССР, 1938, т. 21, № 1—2, с. 68—71. — *Соколовская А. П.*, *Стрелкова О. С.* Географическое распределение полиплоидов 2. Исследование флоры Алтая. — Учен. зап. Гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1948, т. 66, с. 179—193. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 926 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чуксанова Н. А.*, *Капланбекова Ш. А.* Числа хромосом у некоторых видов флоры СССР из семейств *Labiatae* Juss. и *Scrophulariaceae* Lindl. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 4, с. 522—528. — *Шишкин Б. К.* Род *Dracocephalum* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 20. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 439—474. — *Bakšay L.* The chromosome numbers of Ponto-Mediterranean plant species. — An. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., 1958, vol. 50, N 9, S. 121—125. — *Bentham G.* Labiatarum genera et species. London, 1832—1836. 783 p. — *Briquet J. Labiatae.* — In: *Engler A.*, *Prantl K.* Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897, t. 4, Abt. 3a, S. 183—375. — *Löve A.* JOPB chromosome number reports XIII. — Taxon, 1967, vol. 16, N 5, p. 445—461. — *Löve A.*, *Löve D.* Cyto-taxonomical studies on boreal plants. III. — Ark. Bot. (Stokholm), 1944, Bd 31A, N 12, p. 1—22. — *Májovský J.* Index of chromosome numbers of Slovakian flora (Part 6). — Acta F. R. N. Univ. Comen., 1978, Botanica, t. 26, p. 1—43. — *Měsiček J.*, *Soják J.* Karyological and taxonomic observations on *Dracocephalum foetidum* Bunge and *Koenigia islandica* L. — Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 1973, vol. 8, N 1, p. 105—112. — *Mulligan G. A.* Chromosome numbers of Canadian weeds. I. — Canad. J. Bot., 1957, vol. 35, N 5, p. 779—791. — *Mulligan G. A.* Chromosome numbers of Canadian weeds. III. — Canad. J. Bot., 1961, vol. 39, N 5, p. 1057—1066. — *Quezel P.* Peuplement végétal des hautes montagnes de Afrique du Nord. — Encyclop. Biogeogr. Ecol., 1957, vol. 10, N 137, p. 1—463. — *Sorsa V.* Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten. I. — An. Acad. Sci. Fen., Ser. A, 1962, t. IV. Biol., N 58, S. 1—14. — *Wu G. Y.*, *Wang W. T.* Dracocephalum L. — In: Flora Republicae Popularis Sinicae. T. 65, p. 2, 1977, p. 357—384.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 VII 1985.

УДК 581.144.9 : 582.998 Бот. журн., т. 71, № 9

Т. Г. Тамберг

ВАРЬИРОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ СОЦВЕТИЯ *LEUCANTHEMUM VULGARE* (*ASTERACEAE*) В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

T. G. TAMBERG. VARIABILITY OF CHARACTERS OF THE INFLORESCENCE *IN LEUCANTHEMUM VULGARE* (*ASTERACEAE*) IN NATURAL POPULATIONS

Обследованы 3 популяции нивяника обыкновенного. Выявлены многовершинность кривой варьирования числа язычковых цветков и существенная разница между популяциями по некоторым признакам корзинки и язычковых цветков. Выявлены формы с отклонениями в строении и форме корзинок и отгибов язычковых цветков. Составлена таблица гомологических рядов 7 родов сем. *Asteraceae*.

Нивяник обыкновенный, называемый также поповником или ромашкой луговой, *Leucanthemum vulgare* Lam., — широко распространенное луговое растение. В нашей стране оно встречается повсеместно, за исключением Средней Азии и приполярных районов Сибири («Флора СССР», 1959). Благодаря легкому размножению семенами нивяник обыкновенный часто образует плотные ассоциации в сообществе со злаковой растительностью на лугах, по опушкам леса. В культуре этот вид известен с XVI в. (Полетико, Мишенкова, 1967) и широко используется в цветоводстве как неприхотливый многолетник. Обладая высокой морозостойкостью, он хорошо акклиматизировался даже в заполярных районах: на Кольском п-ове успешно интродуцирован Полярно-Альпийским ботаническим садом и применяется в цветочном оформлении городов Мурманской обл., где не только встречается в посадках, но и дичает, образуя заросли на заброшенных пашнях и лугах.

Летом 1982 г. нам представилась возможность обследовать 3 популяции нивяника обыкновенного, находившиеся на значительном расстоянии друг от друга и, по-видимому, разные по происхождению. Эти популяции располагались на территории дендропарка Архангельского института леса и лесохимии, в 10—12 км от г. Архангельска. Первая популяция находилась на сухом склоне у опушки леса, на бедной глинистой почве. На 1 м^2 насчитывалось в среднем 10—12 растений с 3—10 цветоносными побегами. Высота растений 60—70 см, корзинки довольно крупные (до 6—7 см в диам.). Вторая популяция была на берегу р. Юрис. Густота стояния большая (12—14 растений на 1 м^2), растения высокие (до 80—90 см), со многими цветущими побегами и крупными корзинками. Третья популяция располагалась у опушки леса, на обочине обработанного участка. Густота стояния небольшая (5—7 растений на 1 м^2), растения высокие (70—80 см), корзинки крупные. В каждой популяции изучали признаки соцветия у 50 растений. Число язычковых цветков в корзинке у обследованных популяций колебалось от 19 до 41, но средние величины во всех трех популяциях варьировали незначительно: от 27.2$\pm$1.3 (3-я популяция) до 31.9$\pm$0.75 (2-я популяция). Оценка существенности различия (Доспехов, 1979) показала, что по среднему числу язычковых цветков в соцветиях популяции не имели существенной разницы ($t_{факт}$ =0.03 при $t_{теор}$ =2.09). Точность опыта P оказалась достаточно высокой ($\leqslant$ 5 %), так что наши данные могут быть отнесены с достоверностью ко всей популяции (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Число язычков в соцветии *Leucanthemum vulgare* (среднее для популяции)

Популяция	Число цветков $X \pm s_x$	Стандартное отклонение S	Коэффициент вариации V, %	Точность опыта P
1	30.29$\pm$0.81	4.47	14.9	0.9
2	31.9$\pm$0.75	3.3	10.3	2.4
3	27.2$\pm$1.3	4.41	16.2	5.1

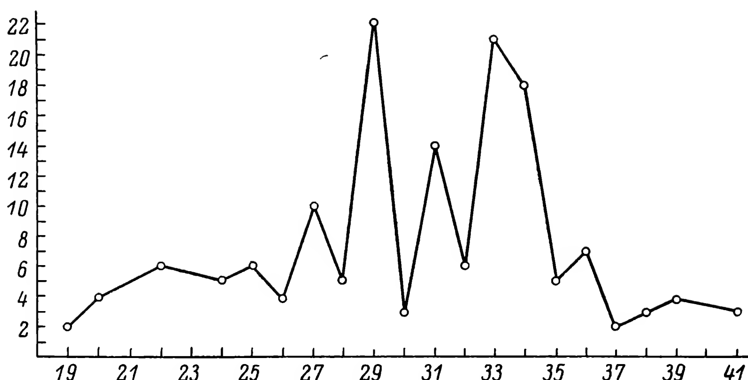


Рис. 1. Варьирование числа язычковых цветков в соцветиях *Leucanthemum vulgare*.
По оси абсцисс — число растений, *по оси ординат* — число язычковых цветков в корзинке.

Число язычковых цветков у представителей сем. *Asteraceae* являлось предметом исследований многих ученых (Tower, 1902; Сукачев, 1918; Шмидт, 1961, 1968), при этом отмечена многовершинность кривых варьирования этого признака, что подтвердилось и в наших наблюдениях (табл. 2). Можно отметить 4 главные вершины (рис. 1), которые соответствуют числам 29, 31, 33 и 34, что имеет большое сходство с данными В. Н. Сукачева (1918) для сибирских популяций *Chrysanthemum leucanthemum* L. и *Ch. ircutianum* (DC.) Turcz., а именно 20, 33 и 34.

Изменчивость этого признака внутри каждой популяции была значительной. В 1-й популяции большинство растений (68 %) имело по 27—34 язычковых цветков в корзинке, 20 % составляли растения с наименьшим (19—26) и 12 % — с наибольшим (35—41) числом язычковых цветков. Во 2-й популяции растений с малым числом язычковых цветков было только 10 % и почти треть (30.0 %) имела большое число язычковых цветков в корзинке. В 3-й популяции растения по этому признаку распределились примерно, как в первой: 18.2, 72.7 и 9.1 % соответственно. Для селекции 2-я популяция представляет больший интерес. По плотности соцветий, т. е. по тому, смыкаются или нет отгибы язычковых цветков друг с другом, 2-я популяция также значительно отличалась от других: растений с сомкнутыми отгибами в ней было в 2—2.5 раза меньше, чем в 1-й и 3-й популяциях (табл. 3).

Ширина и длина отгиба язычковых цветков определяют декоративность соцветий нивяника обыкновенного. Эти признаки значительно варьировали в изучаемых популяциях. Длина колебалась от 1.5 до 3.0, ширина — от 0.3 до 0.8 см. В 1-й популяции растения с короткими (1.5—2 см) и длинными (2.5—3 см) отгибами встречались примерно в равных количествах (табл. 4), во 2-й преобла-

ТАБЛИЦА 2

Варьирование числа язычковых цветков в корзинке *Leucanthemum vulgare* (Архангельск, 1982 г.), $n=150$

Число язычковых цветков в соцветии	n	Процент	Число язычковых цветков в соцветии	n	Процент
19	2	1.3	31	14	9.3
20	4	2.7	32	6	4.0
21	0	0	33	21	14.0
22	6	4.0	34	18	12.0
23	0	0	35	5	3.3
24	5	3.3	36	7	4.7
25	6	4.0	37	2	4.3
26	4	2.7	38	3	2.0
27	10	6.7			
28	5	3.3	39	4	2.7
29	22	14.7	40	0	0
30	3	2.0	41	3	2.0

ТАБЛИЦА 3

Распределение растений в популяциях *Leucanthemum vulgare* по плотности соцветия (Архангельск, 1982 г.)

Популяция	Соцветия, %		Стандартное отклонение S	Ошибка выборочной доли S_p
	плотные	редкие		
1	86.0	14.0	0.34	0.04
2	34.0	66.0	0.47	0.06
3	73.3	26.7	0.43	0.11

ТАБЛИЦА 4

Распределение растений в популяциях *Leucanthemum vulgare* по признакам язычковых цветков

Признак отгиба язычкового цветка	1-я популяция		2-я популяция		3-я популяция	
	процент	S_1	процент	S_1	процент	S_1
Длинный отгиб	56.0	0.49	66.0	0.47	80.0	0.11
Короткий отгиб	44.0		34.0		20.0	
Широкий (0.7—8 см)	46.0	0.49	16.0	0.36	93.4	0.23
Узкий (0.3—0.5 см)	54.0		84.0		6.6	
Заостренный	46.0	0.49	78.0	0.41	53.3	0.48
Тупой	54.0		22.0		46.7	
Зубчатый	60.0	0.48	76.0	0.41	66.6	0.46
Ровный	40.0		24.0		33.4	

дали растения с длинным (66 %) и узким (84 %) отгибом язычковых цветков. В 3-й популяции подавляющее большинство (80 и 93.4 %) растений имело длинные и широкие отгибы язычковых цветков. Стандартное отклонение S в 1-й и 2-й популяциях было высоким (приближалось к 0.5), в 3-й — низким (0.11 и 0.23), что свидетельствует о значительном различии изучаемых популяций.

Верхушка отгиба язычкового цветка у нивяника обыкновенного может быть заостренной или тупой, кроме того, в одних случаях имеются ясно выраженные 3—5 зубчиков (кончики сросшихся лепестков венчика), в других — верхушка отгиба почти ровная. В 1-й и 3-й популяциях число растений, имеющих цветки с заостренными или тупыми отгибами, было примерно равным (46.0—54.0 и 53.3—46.7 %), среди растений 2-й популяции преобладали (78.0 %) цветки с заостренными концами отгибов.

Растений с ровной или слабозубчатой верхушкой язычковых цветков во всех популяциях было меньше, чем с зубчатыми, но в 1-й и 3-й популяциях таких растений было более трети (см. табл. 4). В 1-й популяции было выделено растение

ТАБЛИЦА 5

Гомологические ряды некоторых родов сем. *Asteraceae*

Род	Соцветие				Форма язычковых цветков			
	с язычковыми цветками	без язычковых цветков	с плоским диском	с выпуклым диском	ровная	волнистая	скрученная	с разрезной верхушкой отгиба
Bellis	+	+	+	+	+	+	+	—
Callistephus	+	+	+	+	+	+	+	—
Centaurea	+	—	+	—	—	—	—	+
Dahlia	+	—	+	—	+	+	+	—
Leucanthemum	+	—	+	+	+	+	+	+
Matricaria	+	+	+	+	+	—	—	—
Tanacetum	+	+	—	+	—	—	—	—

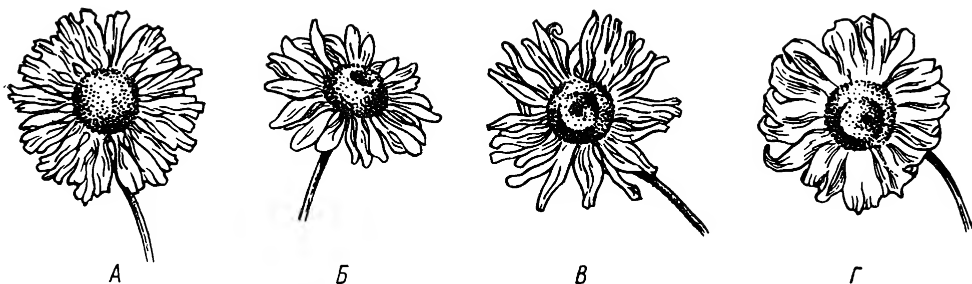


Рис. 2. Соцветия *Leucanthemum vulgare.*

А — с сильно рассеченными верхушками отгибов язычковых цветков, *Б* — с выпуклым диском, *В* — с закрученными лепестками язычковых цветков, *Г* — с отогнутыми назад концами язычковых цветков.

с сильным выражением признака зубчатости отгибов: они были глубоко рассечены. Эту форму мы условно обозначили «васильковидной» (рис. 2, *А*).

Было выявлено еще несколько форм, выделяющихся среди остальных растений. Так, встречались растения с выпуклым диском из более удлиненных трубчатых цветков, тогда как отгибы язычковых расположены в строго горизонтальном направлении (рис. 2, *Б*). Высота этого растения 105, диаметр корзинок 6—6.5 см, язычковых цветков 42. У третьего растения соцветия имели «звездчатую» форму вследствие того, что отгибы были скручены в узкую трубку (рис. 2, *В*). Длина их в среднем 3.5, ширина — 0.2—0.3 см. Такого рода мутации нередко встречаются у нивяника обыкновенного и довольно стойко передаются семенному потомству: у 40—65 % сеянцев проявляются признаки исходного растения, что говорит о генетическом характере данных изменений (Тамберг, 1953).

Наряду с описанными выше формами были выделены растения с сильно отогнутыми вниз широкими отгибами язычковых цветков (рис. 2, *Г*), что свойственно соцветиям ромашки аптечной *Matricaria recutita* L. и некоторых других сложноцветных.

В табл. 5 приведены данные о встречаемости некоторых признаков соцветия среди видов и сортов 7 родов сем. *Asteraceae*. С учетом выявленных форм нивяника обыкновенного в роде *Leucanthemum* отсутствуют только формы с безъязычковыми соцветиями. Как и следовало ожидать, наибольшее разнообразие форм наблюдается в родах, давно введенных в культуру и уже имеющих большое сортовое разнообразие, как, например, *Bellis*, *Dahlia*, *Callistephus*.

В процессе эволюции и селекции можно ожидать появления новых форм. Так, Д. Б. Кудрявец (1983) обнаружила форму маргаритки *Bellis perennis* L. с удлиненными трубчатыми цветками, названную автором анемоновидной.

Итак, анализ трех популяций нивяника обыкновенного обнаружил значительную вариабельность отдельных признаков составляющих их растений, а также существенные различия между ними. Более выровненной и отличающейся от других по многим признакам следует считать 3-ю популяцию, происхождение которой, очевидно, иное, чем у двух других. Подтверждена многовершинность кривой, характеризующей варьирование числа язычковых цветков. Популяционная изменчивость дает интродукторам возможность выявить и использовать новые формы с оригинальными и полезными признаками. Особенно богаты различными отклонениями популяции широко распространенных видов, занимающих большой ареал. В природных популяциях нивяника обыкновенного встречаются формы с соцветиями, имеющими сходство с другими родами сем. *Asteraceae*, что подтверждает закон гомологических рядов Н. И. Вавилова (1967).

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А., Качурина Л. И., Тамберг Т. Г., Горюнова Л. Н. Основной ассортимент озеленительных растений для Мурманской области. Кировск; Изд-во Кольск. фил. АН СССР, 1956. 158 с. — *Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1967. 91 с. — *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта. М.: Колос, 1979. 415 с. — *Кудрявец Д. Б.* Маргаритка с новой формой соцветия. — Цветоводство, 1983, № 1, с. 15. — *Полетико О. М., Мишенкова А. П.* Декоративные травянистые растения открытого грунта.

Л.: Наука, 1967. 208 с. — *Сукачев В. Н.* Биометрические измерения над *Chrysanthemum leucanthemum* L., *Ch. ircutianum* (DC.) Turcz. — Изв. Рос. АН, сер. 6, 1918, № 10, с. 939—970. — *Тамберг Т. Г.* Практическое руководство по озеленению городов Мурманской области. Мурманск: Изд-во Полярно-альпийск. бот. сада, 1950. 80 с. — *Тамберг Т. Г.* Видоизменения в соцветиях нивяника. — Бюл. ГБС АН СССР, 1953, т. 16, с. 32—34. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, т. 25. 742 с. — *Шмидт В. М.* К проблеме биологической значимости полимодальных кривых некоторых признаков растений. — Вестн. ЛГУ, № 9, 1961, с. 36—45. — *Шмидт В. М.* Квантированность роста и органогенеза у растений. — Вестн. ЛГУ, 1968, № 3, с. 99—111. — *Tower W.* Variation in the rayflowers of *Chrysanthemum leucanthemum* L. — Biometrica, 1902, vol. 1, p. 309—315.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 13 XII 1984.

УДК 576.311 : 561.33

Бот. журн., т. 71, № 9

В. К. Симоненко

ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА И ЕГО СПОРОДЕРМЫ У *HELIANTHUS ANNUUS* (*ASTERACEAE*)

V. K. SIMONENKO. DYNAMICS OF ULTRASTRUCTURE DEVELOPMENT OF POLLEN GRAIN AND ITS SPORODERM IN *HELIANTHUS ANNUUS* (*ASTERACEAE*)

На уровне ультраструктуры цитоплазмы и оболочки изучено развитие микроспоры и пыльцевого зерна подсолнечника от постмейотического периода до созревания. Особое внимание уделено развитию сложно устроенной спородермы от начала образования примэкзины до полного формирования эктэкзины, эндэкзины и интины. Показаны преобразование ультраструктуры тапетума и его роль в развитии спородермы и синтезе материалов, адсорбированных на поверхности экзины.

Helianthus annuus L. — характерный представитель сем. *Asteraceae*, пыльца которого отличается сложностью строения спородермы; изучение ее развития во взаимодействии с тканями пыльника позволяет обнаружить специфические аспекты клеточной дифференцировки и морфогенеза в ходе онтогенеза.

Исследование развития пыльника и пыльцы подсолнечника имеет важное практическое значение ввиду широкого хозяйственного использования этой масличной культуры, и особенно в связи с применением различных типов мужской стерильности в селекции на гетерозис (Бурлов и др., 1976; Бурлов, Костюк, 1980). Имеющиеся немногочисленные работы (Horner, 1977; Horner, Pearson, 1978) не позволяют сделать заключение о механизмах развития нормальной пыльцы и аномальном развитии ее при различных типах стерильности.

В настоящей статье рассматривается развитие нормального фертильного пыльцевого зерна подсолнечника от стадии поздних тетрад до зрелой пыльцы.

Материал и методика

Исследовали молодые развивающиеся корзинки подсолнечника сорта Армавирский 14 разного диаметра, вычленяли цветки, расположенные по радиусу корзинки, несколько отступя от центра. Фиксировали материал 4 %-ным раствором глютарового альдегида 4—5 ч с постфиксацией 2%-ным раствором четырехокиси осмия при pH 7.2 в течение 2 ч, после чего заключали материал в эпон.

Срезы готовили на ультрамикротоме LKB III 8800 и контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца по Рейнольдсу, изучали на электронном микроскопе H-500.

Результаты исследования

Сложно устроенная спородерма подсолнечника возникает в виде зачатков примэкзины на плазмалемме клетки тетрады под каллозной оболочкой (см. таблицу на вклейке, *1*). Заложение примэкзины происходит при непосредствен-

ной активности самой плазмалеммы, которая здесь слегка извилиста и часто образует небольшие выпячивания. Под плазмалеммой располагаются слегка удлиненные небольшие цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума (ЭР) (см. таблицу, *2*).

В цитоплазме клеток тетрады имеются диктиосомы аппарата Гольджи, активно образующие пузырьки; наиболее заметны элементы ЭР. Каналы шероховатого ЭР составляют многослойные концентрические комплексы, которые на срезах имеют вид округлых образований и состоят из параллельно расположенных мембран (*3*). В цитоплазме такой клетки поздних тетрад отмечено обилие свободных полирибосом.

Наблюдаются немногочисленные пластиды с плотной стромой и редкими пристенными ламеллами; большинство округлых митохондрий находится у поверхности наружной мембраны ядерной оболочки, что описано нами ранее (Симоненко, 1977).

Примэкзина, сформированная на плазмалемме (см. таблицу, *2*), в районах будущих пор отсутствует. Характерно, что овальные везикулы шероховатого ЭР обычно своей длинной осью перпендикулярны к внутренней поверхности плазмалеммы, в районе будущей апертуры, там, где отсутствует примэкзина, они встречаются реже и длинной осью параллельны плазмалемме. Примэкзина, сформировавшаяся непосредственно на плазмалемме, менее электронно-плотна, чем образующаяся впоследствии экзина. Когда начинает откладываться настоящая экзина, инкрустируя закономерно расположенными зачатками примэкзину, она выделяется своей большей электронной плотностью в виде перпендикулярных поверхности плазмалеммы частиц, которые являются началом столбиков (бакул) экзины. Постепенно нарастая после освобождения микроспор из каллозной оболочки тетрад, они образуют эктэкзину (см. таблицу, *3*, *4*); промежутки между столбиками, по H. Horner (1977), полость I, заполнены остатками примэкзины. Между плазмалеммой и эктэкзиной обнаруживается мелковолокнистый и мелкодисперсный материал, отделяющий эктэкзину от плазмалеммы. После освобождения микроспор из тетрад начинает закладываться эндэкзина в виде ламелл спорополленина, параллельных плазмалемме (см. таблицу, *4*).

В районах будущих бороздно-поровых апертур эндэкзина смыкается с эктэкзиной, образуя воронкообразное поровое отверстие. В дальнейшем отложение спорополленина на эндэкзине идет активно, эндэкзина приобретает вид широкой электронно-плотной полосы, однако даже на поздних стадиях видна ее ламеллятность (см. таблицу, *6*).

На стадии ранней вакуолизации микроспор экзина, включая эндэкзину, почти полностью сформирована, между эктэкзиной и эндэкзиной имеется ячеисто-волокнистый слой (см. таблицу, *5*). В цитоплазме микроспоры, в центре которой находится ядро, окруженное митохондриями, начинают образовываться вакуоли, содержащие небольшое количество электронно-плотных частиц. Наблюдается также обилие мелких пузырьков и цистерн, образованных, по-видимому, диктиосомами и отчленившимися расширениями каналов ЭР. Наибольшая концентрация везикул и мелких цистерн наблюдается под плазмалеммой, которая граничит с краем эндэкзины, тесно примыкающим к ней. В цитоплазме активен аппарат Гольджи и видны короткие каналы ЭР. Липидные капли находятся в тесном контакте с каналами ЭР. Пластиды в этот период с плотной стромой, с концентрически расположенными ламеллами вблизи ограничивающих мембран.

Тапетум на стадии ранней и средней вакуолизации микроспоры уже лишен клеточных оболочек, но остается еще пристенным и обладает крупными хроматизированными ядрами, смещенными к наружной тангентальной стенке пыльника. Основная масса его цитоплазмы эвагинирует в сторону микроспор. В цитоплазме тапетума наблюдается обилие гладких мембран ЭР, расположенных концентрически вокруг литических вакуолей. Это так называемые зоны лизиса. Полость гнезда пыльника заполнена, по-видимому, жидкостью с отдельными включениями фрагментов мембран, пузырьков, мелкодисперсным и мелковолокнистым материалом.

На стадии средней вакуолизации, когда в цитоплазме пыльцевого зерна наблюдается обилие крупных вакуолей, часто с коагулировавшим электронно-плотным содержимым, большинство митохондрий обнаруживается вблизи ядерной оболочки, цепочки полирибосом располагаются в цитоплазме, неравномерно концентрируясь в ее отдельных участках (см. таблицу, *7*, *стрелка*).

На периферии эндэкзины тонкий более светлый слой отложенного спорополленина утолщается, в эктэкзине развивается множество внутренних каналов и отверстий. Шипы эктэкзины полностью сформировались. Тапетум образует выросты протопласта, которые активно проникают между микроспорами, ядра все еще находятся вблизи стенки гнезда пыльника.

На следующей стадии развития в пыльце возникает центральная вакуоль (см. таблицу, *8*), но ядро еще не полностью смещается к стенке пыльцевого зерна, где будет происходить дифференцирующий митоз. Как и на предыдущей стадии, в цитоплазме пыльцевого зерна наблюдаются пластиды со слабовыраженными ламеллами, более мелкие митохондрии, липидные капли и рибосомы. В отдельных участках цитоплазмы по-прежнему видны скопления полисом, образующих разветвленные цепочки. Эктэкзина и эндэкзина сформированы.

В многочисленных каналах и перфорациях эктэкзины появляется коагулировавший осмиофильный материал. Тапетум на этой стадии претерпевает заметные преобразования. Он становится полностью периплазмодиальным, сливаясь в единый протопласт, окружающий пыльцевые зерна со всех сторон (см. таблицу, *8*). Шипы эктэкзины погружены в этот протопласт, который, однако, сохраняет свою плазмалемму. В протопласте тапетума заметна активизация процессов лизиса. Часто каналы ЭР образуют мультимембранную обкладку вакуолей или отдельных участков протопласта, свидетельствуя об активных литических процессах в тапетуме. В овальных, вытянутых и округлых пластидах с темной стромой появляются тилакоиды с электронно-прозрачным содержимым, пластиды развиваются в характерные каротиноидопласты. Это — наиболее заметные органеллы тапетума, они активно преобразуются в ходе онтогенеза пыльника и тапетума (см. таблицу, *9*). Характерно, что аналогичные пластиды со сходным генезисом наблюдаются в тапетуме у маслины (Pacini, Casadoro, 1981) — растения, также запасающего масла в своих плодах. В тапетальном плазмодии каналы ЭР расширяются и анастомозируют друг с другом, образуя участки своеобразной сети (см. таблицу, *10*). Плазмалемма тапетального протопласта в это время очень изломана, не везде сохраняет свою целостность. На стадии вакуолизированного пыльцевого зерна с вакуолью, которая смещает протопласт с ядром к стенке пыльцевого зерна, имеется двуслойная сложная экзина с шипами на эктэкзине (см. таблицу, *11*). В постенной цитоплазме пыльцевого зерна в этот период наблюдаются митохондрии чашевидной формы. На срезах чаще всего они имеют форму перстня. Кристы митохондрий со светлым внутрикристным пространством, короткие каналы шероховатого ЭР часто располагаются параллельно поверхности протопласта пыльцевого зерна, в цитоплазме — обилие крупных полирибосом, которые распределены неравномерно.

Протопласт пыльцевого зерна в этот период начинает образовывать интину, извилистость плазмалеммы соответственно отражается на форме края интины. Последняя заполняет все неровности граничащего с ней края эндэкзины. В тапетальном периплазмодии в этот период наблюдаются каротиноидопласты с плотной стромой и круглыми вместилищами липидов. На стадии двуклеточного пыльцевого зерна центральная вакуоль в нем еще сохраняется, когда генеративная и вегетативная клетки уже полностью сформированы (см. таблицу, *12*). Ядро генеративной клетки характеризуется большим количеством глыбок гетерохроматина и более плотной структурой ядрышка. Цитоплазма генеративной клетки (см. таблицу, *12*, *стрелка*) четко отличается от вегетативной цитоплазмы. В последней хорошо заметны пластиды с электронно-плотной стромой, митохондрии редки, однако с четкими кристами. В цитоплазме генеративной клетки органеллы в зачаточном состоянии, пластиды находятся в виде пропластид со светлой стромой, четко обнаруживаются рибосомы, которые образуют полисомы. В центральной вакуоли осадок, как и извилистый тонопласт, электронно-плотны. Эндэкзина и эктэкзина тесно примыкают друг к другу,

полость между ними отсутствует (см. таблицу, *14*). В эктэкзине, помимо полости I, образованной ячеистым пространством и бакулами, множество мелких каналов и перфораций, заполненных электронно-плотными веществами.

Тапетальный протопласт на данной стадии в значительной степени лизируется, оставшиеся его участки окружают пыльцевые зерна. В этих фрагментах протопласта возникают своеобразные комплексы органелл, в центре которых находятся каротиноидопласты с липидными вместилищами, они окружены расширенными анастомозирующими каналами ЭР, на их мембранах располагаются рибосомы. Элементы ЭР развиваются в сложную сеть из соединений широких и узких каналов. На границе этих участков в сторону экзины, почти соприкасаясь с ней, но не контактируя, образуются осмиофильные округлые структуры; они не гомогенные, с более светлой основой и с включениями электронно-плотного осмиофильного вещества (см. таблицу, *13*). Непосредственно вблизи экзины, на ее поверхности, имеются ламеллятные структуры, которые находятся в контакте как с самой экзиной, так и с тапетальным протопластом (см. таблицу, *14*). Подобные структуры наблюдали С. А. Резникова и ее соавторы (Reznikova, Willemse, 1980; Reznikova e. a., 1980; Резникова, Виллемсе, 1981; Резникова, 1984) у представителей рода *Lilium*. По-видимому, вся система рассматриваемых образований обеспечивает окончательное формирование экзины и подготовку полного созревания пыльцы.

Характерная особенность ламеллятных структур состоит в том, что они не обнаруживаются в протопласте тапетума, а находятся между его плазмалеммой и поверхностью экзины, часто накладываясь параллельно поверхности экзины.

Зрелое пыльцевое зерно *H. annuus* содержит вегетативную клетку с ядром и четким крупным ядрышком и два спермия в виде сигарообразных тел, расположенных в разных, не параллельных плоскостях. Спородерма пыльцевого зерна на этой стадии полностью сформирована и включает эктэкзину, эндэкзину и интину (см. таблицу, *15*). Эктэкзина ячеистая, крупные ячейки образуют промежутки между столбиками — в ходе созревания пыльцы эти ячейки заполняются веществами, синтезируемыми протопластом тапетума, а затем продуктами его лизиса и окончательного разрушения, из которых и состоит полленкитт — смазка, покрывающая экзину пыльцевых зерен многих насекомоопыляемых растений. Вся эктэкзина пронизана короткими узкими каналами, в которых видно коагулировавшее электронно-плотное вещество. Эндэкзина имеет ламеллятное строение и сложена из слоев, параллельных поверхности протопласта пыльцевого зерна. Она не перфорирована, каналы в ней не обнаружены, однако вся структура эндэкзины состоит из правильно чередующихся темных и более светлых участков, параллельных поверхности пыльцевого зерна (см. таблицу, *15*). На поверхности эктэкзины находится, как уже говорилось выше, слой, более гомогенный по своей структуре, светлее окрашивающийся по сравнению с остальной частью эндэкзины. Интина в виде светлого слоя закладывается под эндэкзиной, начиная с двуядерной стадии. К моменту заполнения всего пыльцевого зерна цитоплазмой и образования двух спермиев она полностью развита. Интина имеет неодинаковую толщину, ее внутренняя поверхность отражает неровности и выпячивания рельефа протопласта, поэтому варьирует по толщине и конфигурации в разных участках пыльцевого зерна. В районе апертур она резко утолщается, выполняя, по-видимому, здесь защитные функции и прикрывая протопласт пыльцевого зерна от внешнего воздействия, так как экзина в этом районе отсутствует. Протопласт пыльцевого зерна, покрытый утолщенным слоем интины, в районе бороздки выпячивается в отверстие поры.

Строение спородермы *H. annuus* хорошо видно в таблице (*15*, *16*): слоистость эндэкзины и меньшая электронная плотность примыкающей к эктэкзине ее части, а также пещеристость эктэкзины, в которой имеются каналы и перфорации, содержащие осмиофильный материал. Остатки окончательно лизировавшего тапетального плазмодия проникают внутрь экзины через наружные отверстия, заполняя полости в эктэкзине.

В зрелом пыльцевом зерне протопласт вегетативной клетки довольно электронно-плотен, содержит два спермия и вегетативное ядро.

Обсуждение результатов

Как следует из нашего изучения *H. annuus* и работ других авторов (Horner, 1977; Horner, Pearson, 1978), спородерма закладывается на плазмалемме микроспоры, когда последняя еще находится в составе тетрады и окружена каллозной оболочкой. Первоначально спородерма образуется в виде примэкзины, которая является продуктом деятельности протопласта микроспоры и возникает непосредственно на плазмалемме.

В цитоплазме микроспоры в это время к плазмалемме тесно примыкают овальные цистерны ЭР с «сидящими» на мембранах рибосомами, они ориентированы своей длинной осью перпендикулярно к плазмалемме, четко обозначая район будущей апертуры. Под этим районом наблюдаются мембраны, ориентированные иным способом, и цистерны ЭР, уплощенные в другом направлении, а плазмалемма менее инвагинирована. Это показывает, что цитоплазма микроспоры таким образом детерминирует закладку и образование прежде всего примэкзины. Вещества для закладки примэкзины поставляются протопластом микроспоры, в цитоплазме которой в это время обнаруживается значительное число округлых вместилищ, ограниченных одинарной мембраной и почти всегда имеющих тесный контакт с мембранами шероховатого ЭР. Характерно, что эти первоначальные этапы закладки спородермы в виде примэкзины у *H. annuus* и строение протопласта микроспоры в значительной степени сходны с тем, что описывает H. Dickinson (1982) для *Cosmos bipinnatus*, и, по-видимому, свойственны многим представителям сем. *Asteraceae*.

Согласно J. Heslop-Harrison (1980) и Dickinson (1982), закладка и накопление информации для развития микроспоры и особенно ее спородермы происходят на спорофитном уровне. В профазе мейоза идет подготовка специфических компартментов для дальнейшего развития и передачи спорофитной информации будущим поколениям. Опытами по центрифугированию микроспороцитов установлено, что уже в пахитене и диплотене имеется информация для развития будущей конфигурации экзины. Dickinson (1982), J. Sheldon и Dickinson (цит. по: Dickinson, 1982) показали также для *Lilium henryi*, что информация для построения шаблона, определяющего рисунок экзины, закладывается в поздней профазе мейоза, т. е. на уровне спорофита, в результате функционирования диплоидного ядра микроспороцита. Эта информация реализуется на стадии тетрад в виде закладки примэкзины на плазмалемме микроспоры. По нашим наблюдениям, примэкзина по химическому составу отличается от настоящей экзины, которая образуется в матриксе примэкзины в виде осмиофильных частиц, развивающихся затем в столбики эктэкзины. Принципиальную роль элементов ЭР в определении местоположения зачатков столбиков экзины и поровых отверстий отмечают J. Skvarla и D. Larson (1966) для *Zea mays*, что характерно и для *Helianthus annuus* и описано в настоящей статье. Таким образом, плазмалемма контролирует отложение примэкзины, а ЭР с морфогенными веществами, накопленными ранее (в профазе мейоза) и сохранившимися в компартментах цитоплазмы в ходе развития, поставляет вещества для построения экзины. Роль цитоплазмы микроспоры для развития экзины особенно хорошо видна у *H. annuus*. Здесь на плазмалемме образуется мощная эндэкзина, когда уже сформирована хорошо развитая эктэкзина, вещества для этого поступают как из пыльцевого зерна, так и (после освобождения от оболочки тетрады) из тапетума. Между плазмалеммой клетки-микроспоры и эктэкзиной образуется мелковолокнистый прокладочный слой — spacer layer, по Horner и Pearson (1978), а затем развивается эндэкзина, вначале в виде светлоокрашенных ламелл на плазменной мембране, с обеих сторон которых в дальнейшем появляется электронно-плотный материал. Эти элементы и создают слоистость, что, по нашему мнению, позволяет эндэкзине растягиваться по мере увеличения объема протопласта пыльцевого зерна. Прокладочный слой в процессе роста пыльцевого зерна постепенно исчезает, наружная поверхность эндэкзины и внутренняя поверхность эктэкзины тесно соприкасаются в зрелых пыльцевых зернах *H. annuus* перед высыпанием их из гнезда пыльника. В этот период на поверхности пыльцевого зерна можно наблюдать продукты полной дезинтеграции тапетума, они в виде липидных веществ адсорбируются на поверхности

экзины. Часть этих продуктов через отверстия и каналы в эктэкзине проникает в ее полости, заполняя промежутки между бакулами. Эти вещества образуют смазку пыльцевого зерна, состоящую из липидов и растворенных в них каротиноидов (Reznikova, Willemse, 1980; Резникова, 1984). Это особенно свойственно насекомоопыляемым растениям, к которым относится и *H. annuus*.

ЛИТЕРАТУРА

Бурлов В. В., Бунтовский Р. П., Костюк С. В. Создание исходного материала для селекции гибридов подсолнечника на основе мужской стерильности. — Научн. тр. Всес. селекц.-генетич. ин-та, 1976, т. 8, с. 85—94. — *Бурлов В. В., Костюк С. В.* Современное состояние и проблемы селекции гетерозисных гибридов подсолнечника. — С.-х. биология, 1980, т. 15, № 5, с. 679—689. — *Резникова С. А.* Цитология и физиология развивающегося пыльника. — М.: Наука, 1984. 266 с. — *Резникова С. А., Виллемсе М. Т.* Электронно-микроскопическое и гистохимическое исследование тканей развивающегося пыльника лилии в связи с метаболизмом запасных питательных веществ. — Физиол. раст., 1981, т. 28, № 6, с. 1181—1189. — *Симоненко В. К.* Ультраструктура развивающейся микроспоры подсолнечника. — Цитология и генетика, 1977, т. 11, № 5, с. 395—398. — *Симоненко В. К.* Развитие пыльника и микроспор у фертильных и ЦМС-линий подсолнечника. — Цитология и генетика, 1982, т. 16, № 5, с. 34—41. — *Dickinson H. G.* The development of pollen. — Rev. Cytol. Biol. Végét., 1982, N 5, p. 5—19. — *Heslop-Harrison J.* Cell compartmentation and metabolic channeling. — In: Int. Symp. Dtsch. Akad. Leopoldina, 1980, p. 471—484. — *Horner H. T.* A comparative light and electron microscopic study of microsporogenesis in male-fertile and cytoplasmic male-sterile sunflower (*Helianthus annuus*). — Amer. J. Bot., 1977, vol. 64, N 6, p. 745—759. — *Horner H. T., Pearson C. B.* Pollen wall and aperture development in *Helianthus annuus* (*Compositae*; *Heliantheae*). — Amer. J. Bot., 1978, vol. 65, N 3, p. 293—309. — *Pacini E., Casadoro G.* Tapetum plastids of *Olea europaea* L. — Protoplasma, 1981, vol. 106, N 3—4, p. 289—296. — *Reznikova S. A., Van Aelest A. S., Willemse T. M.* Investigation of exine and orbicule formation in the *Lilium anther* by scanning electron microscopy. — Acta Bot. Neerl., 1980, vol. 29, N 2/3, p. 157—164. — *Reznikova S. A., Willemse T. M.* The formation of pollen in the anther of *Lilium*. The function of the surrounding tissues in the formation of pollen and pollen wall. — Acta Bot. Neerl., 1980, vol. 29, N 2/3, p. 141—156. — *Skvarla J. J., Larson D. A.* Fine structural studies of *Zea mays* pollen. I. Cell membranes and exine ontogeny. — Amer. J. Bot., 1966, vol. 53, N 10, p. 1112—1125.

Всесоюзный селекционно-генетический институт,
Одесса.

Получено 29 I 1985.

УДК 581.526.42 : 581.48 : 634.0.114

Бот. журн., т. 71, № 9

В. В. Петров, С. А. Дыренков

СОДЕРЖАНИЕ ПОКОЯЩИХСЯ ЖИЗНЕСПОСОБНЫХ СЕМЯН В ПОЧВЕ СТАРОВОЗРАСТНОГО КОРЕННОГО ЕЛОВОГО ЛЕСА

V. V. PETROV, S. A. DYRENKOV. DORMANT VIABLE SEED CONTENT IN THE SOIL OF AN OLD VIRGIN SPRUCE FOREST

Сообщаются результаты изучения банка семян в лесной подстилке и верхнем минеральном слое почвы (0—10 см) в 240-летнем коренном ельнике чернично-майниковой серии (лесной массив «Вепсский лес» на востоке Ленинградской обл.). Общая численность живых семян оказалась сравнительно небольшой (около 1000 на 1 м^2), причем почти все они принадлежали березе повислой и малине обыкновенной. Более 90 % общего запаса семян сосредоточено в подстилке и верхнем минеральном слое (0—2 см) почвы.

Данные о запасе покоящихся живых семян растений в почве леса представляют собой одну из важных характеристик лесных фитоценозов. Они позволяют лучше понять особенности сукцессий лесной растительности. Сведений о почвенном запасе семян в лесах умеренного пояса опубликовано относительно немного. Имеются обзоры литературы по этому вопросу (Петров, Груздева, 1974; Работнов, 1982). В большинстве оригинальных публикаций (Strickler, Edgerton, 1976; Петров, 1981, 1983; Петров, Беляева, 1981; Granström,

1982; Петров, Волкова, 1983; Петров, Палкина, 1983, 1984; Piroznikov, 1983; Pratt e. a., 1984) речь идет о почвенном запасе в сравнительно молодых лесах, в той или иной мере нарушенных хозяйственной деятельностью человека. В настоящей статье анализируется почвенный запас семян в старовозрастном коренном ельнике, который можно считать эталоном нетронутой тайги. Этот ельник находится в лесном массиве абсолютного резервата «Вепсский лес» (восточная часть Ленинградской обл., близ границы с Вологодской обл.), в котором ведутся стационарные исследования спонтанных процессов, характерных для средней тайги (Дыренков, Федорчук, 1975; Дыренков, Савицкий, 1981, и др.). Анализ флоры этого лесного массива (Дыренков, Бородина, 1983), структуры фитоценотического покрова и ценопопуляций доминирующих видов (Дыренков, 1978, 1983; Дыренков, Савицкий, 1981, 1984; Шварц, 1984) свидетельствует о его практически полной ненарушенности хозяйственной деятельностью человека.

В качестве объекта изучения почвенного запаса семян мы выбрали постоянную пробную площадь (№ 103), расположенную в центре лесного массива. Она была заложена в 1971 г. в относительно разновозрастном ельнике чернично-майниковой серии на дренированных моренных суглинках (Дыренков, Савицкий, 1981). В этом участке леса сомкнутость крон древостоя 0.6—0.7. Первый ярус образует ель *Picea abies* (L.) Karst. и гибридные формы, переходные к *P. obovata* Ledeb. (Дыренков, 1978), 240-летнего возраста, во втором и третьем ярусах господствует ель в возрасте 100—160 лет, имеется также небольшая примесь березы повислой *Betula pendula* Roth. Средняя высота деревьев первого яруса 29 м, средний диаметр 38 см, класс бонитета II. В подлеске встречаются главным образом рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L., единично — ива козья *Salix caprea* L., малина *Rubus idaeus* L. Травяно-кустарничковый ярус хорошо выражен (среднее проективное покрытие около 50 %), присутствуют исключительно растения, характерные для хвойного леса. Видовой состав лесного сообщества довольно богат: на учетных площадках обнаружены 18 видов трав и кустарничков. Наиболее обильны *Vaccinium myrtillus* L., *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray, *Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt. Изредка встречаются *Trientalis europaea* L., *Thelypteris phegopteris* (L.) Schloss., *Lycopodium annotinum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Luzula pilosa* (L.) Willd. и др. Моховой покров очень хорошо развит, среднее проективное покрытие более 70 %. Основу его составляют *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Dicranum polysetum* Mich., местами обилен *Sphagnum girgensohnii* Russ. Травяно-кустарничковый и моховой покров довольно пятнистый, мозаичный, что обусловлено хорошо выраженным микрорельефом. Почва грубомодергумусная среднеподзолистая суглинистая на моренном суглинке. Лесная подстилка имеет мощность от 3 до 10 см.

Исследование почвенного запаса семян проведено по методике, названной Т. А. Работновым (1982) «проращиванием семян в почве». Суть ее заключается в том, что взятые образцы почвы помещают в условия, благоприятные для прорастания содержащихся в них семян (соответствующие влажность, температура, освещенность), а затем ведут учет появляющихся всходов; по их числу судят о содержании жизнеспособных семян. Такая методика не лишена недостатков, и можно предполагать, что почвенный запас семян выявляется неполностью, например не прорастают семена растений-паразитов и некоторых других. Однако, как справедливо отмечает Работнов (1982), в настоящее время не существует более совершенного способа изучения почвенного запаса семян.

Почвенные образцы брали 5 V 1983 с 20 учетных площадок, размером 2×2 м, закрепленных на пробной площади (0.25 га) для постоянных наблюдений за изменениями растительного покрова. Взятые с помощью специального металлического бура сечением 5×5 см образцы включали верхний и нижний слои подстилки, слои минеральной почвы на глубине 0—2, 2—4, 4—6, 6—8, 8—10 см. Таким образом со всей пробной площади было взято 140 образцов. Их помещали в чашки Петри, и в дальнейшем в течение всего периода наблюдений они находились в светлом помещении, где температура колебалась от 15 до 25 °С. Проводили периодическую поливку образцов водой, чтобы не допускать их пересыхания. Наблюдения за появлением всходов продолжались на протяже-

нии двух вегетационных периодов (май—октябрь 1983, март—июнь 1984 гг.). В зимнее время образцы в чашках Петри, подсушенные до воздушно-сухого состояния, хранили в теплом помещении. Как в первый, так и во второй годы, всходы появлялись только весной: май—июнь 1983, март—май 1984 гг. Для определения видовой принадлежности всходы пересаживали из чашек Петри в специальные сосуды с почвой, где молодые растения могли нормально развиваться.

За два года опыта в почвенных образцах проросло в общей сложности около 50 семян [1] (см. таблицу). Это составляет примерно 1000 семян на 1 м² площади леса. Следовательно, общая численность их в почве сравнительно невелика, меньше, чем во многих других типах леса, изученных ранее (Петров, 1981, 1983; Петров, Палкина, 1983, 1984). Видовой состав семян крайне беден: они принадлежат лишь четырем видам (*Betula pendula*, *Rubus idaeus*, *Vaccinium myrtillus*, *Gnaphalium sylvaticum* L.). Больше всего в почве содержится семян березы повислой (свыше 500 на 1 м²). Они сосредоточены исключительно в подстилке, причем главным образом в верхнем ее слое. Немного меньше семян малины (свыше 400 на 1 м²), которые содержатся как в подстилке, так и в верхних минеральных горизонтах почвы, где они наиболее многочисленны в слое 0—2 см. Семена двух других видов встречались редко. Обращает на себя внимание тот факт, что в почвенном запасе не были встречены семена очень многих растений, входящих в состав травяно-кустарничкового покрова исследованного участка леса (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth., *Luzula pilosa*, *Rubus saxatilis* L. и др.).

Содержание покоящихся жизнеспособных семян растений в почве коренного ельника чернично-майниковой серии (данные по 20 площадкам, общая площадь учета 500 см²)

Вид	Подстилка		Минеральные слои почвы, см					Во всех слоях	В пересчете на 1 м²	Встречаемость, %
	верхний слой	нижний слой	0—2	2—4	4—6	6—8	8—10			
Betula pendula	24	2	—	—	—	—	—	26	520	55
Gnaphalium sylvaticum *	1	—	—	—	—	—	—	1	20	5
Rubus idaeus	3	4	11	1	—	2	—	21	420	35
Vaccinium myrtillus	—	—	1	—	—	—	—	1	20	5
Двудольные (не определены)	2	—	—	—	—	—	—	2	40	10
Всего	30	6	12	1	—	2	—	51	1020	70

Примечание. Встречаемость — процент точек исследования, в которых были обнаружены семена. Звездочкой обозначен вид, не входящий в состав современного фитоценоза.

Вероятно, под пологом леса все эти растения плодоносят слабо и почти не пополняют почвенного запаса семян. В нем отсутствуют также семена нелесных растений: луговых, сорных и др. (речь идет только о сравнительно тяжелых семенах, которые не распространяются ветром). Отсутствие в почве семян последнего типа указывает на то, что данный участок леса совершенно не был затронут хозяйственной деятельностью человека, прежде всего рубками. Аналогичный установленному нами характер послойного распределения семян с максимумом в подстилке и минеральном слое 0—2 см наблюдался в хвойных лесах таежного типа и других районов (Strickler, Edgerton, 1976; Петров, 1981;

[1] Сюда включены не только собственно семена в ботаническом смысле, но и некоторые другие диаспоры растений (мелкие односеменные плоды, отдельные части сложных плодов, содержащие одно семя, и др.).

Granström, 1982). Эта особенность, вероятно, связана с очень малой численностью в почвах таежных лесов дождевых червей, которые, как известно, способствуют переносу семян с поверхности почвы в ее более глубокие слои. Прорастание семян в почвенных образцах было неодинаковым в первый и второй годы наблюдений. Основная масса семян (более 60 % от общего количества) проросла в первый год. Семена березы повислой прорастали только в первый год, малины — почти исключительно на второй. Известно, что семена малины обладают невысокой всхожестью и очень растянутым во времени периодом прорастания (Giannini, 1972).

Таким образом, почвенный запас семян в изученном ельнике характеризуется рядом особенностей: общая численность семян сравнительно невелика, а видовой состав их крайне беден. Абсолютно преобладают семена видов, характерных для ранних стадий восстановительных смен елового леса, т. е. тех, которые всегда обильны, а иногда и господствуют на вырубках и гарях: березы и малины. Данные о почвенном запасе семян дополнительно подтверждают установленный по другим признакам климаксовый характер и ненарушенность исследованного ельника.

ЛИТЕРАТУРА

Дыренков С. А. Изменчивость некоторых морфологических признаков в гибридных популяциях ели *Picea abies* (L.) Karst.×*Picea obovata* Ledeb. на Вепсовской возвышенности. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 2, с. 191—205. — *Дыренков С. А.* Обоснование методики изучения динамики растительности в лесных резерватах. — Изв. ВГО, 1983, т. 115, вып. 4, с. 310—316. — *Дыренков С. А., Бородина А. Е.* Изменение флоры и растительных группировок таежного леса в результате концентрированных рубок. — В кн.: Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск: Наука, СО, 1983, с. 108—114. — *Дыренков С. А., Савицкий С. С.* Резерват «Вепсский лес». Методические указания и каталог важнейших объектов. Л.: ЛенНИИлесного хозяйства, 1981. 83 с. — *Дыренков С. А., Савицкий С. С.* Пространственная структура биогеоценозов спонтанной тайги. — В кн.: Современные проблемы географии экосистем. М.: Наука, 1984, с. 135—137. — *Дыренков С. А., Федорчук В. Н.* Лесная растительность заповедного участка «Вепсский лес» (восток Ленинградской области). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 424—431. — *Петров В. В.* Содержание покоящихся жизнеспособных семян в почве некоторых типов хвойного леса. — Вестн. Моск. ун-та, сер. 16, биология, 1981, № 3, с. 3—8. — *Петров В. В.* О методике изучения почвенного запаса семян в лесных фитоценозах. — Вестн. Моск. ун-та, сер. 16, биология, 1983, № 2, с. 68—72. — *Петров В. В., Беляева Ю. Е.* Запас семян растений в почве под пологом леса. — Лесоведение, 1981, № 5, с. 44—49. — *Петров В. В., Волкова О. Д.* Запасы семян в почве двух участков хвойного леса, имеющих разное происхождение. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1983, № 1, с. 75—79. — *Петров В. В., Груздева Л. П.* Почвенный запас семян в лесных фитоценозах (обзор литературы). — В кн.: Экология и физиология растений, вып. 1. Калинин: Изд-во Калинин. ун-та, 1974, с. 80—94. — *Петров В. В., Палкина Т. А.* Содержание покоящихся жизнеспособных семян в почве естественного широколиственного леса и еловой посадки. — Вестн. Моск. ун-та, сер. 16, биология, 1983, № 4, с. 31—35. — *Петров В. В., Палкина Т. А.* О запасе семян в почве хвойного леса. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1984, № 2, с. 81—85. — *Работнов Т. А.* Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР. — В кн.: Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука, 1982, с. 35—59. — *Шварц А. А.* Амплитуда показателей, характеризующих ельник чернично-сфагновый в резервате «Вепсский лес». — В кн.: Общие проблемы охраны растительности. Сыктывкар: Изд-во Коми филиала АН СССР, 1984, с. 71—74. — *Giannini R.* Ricerche sulla germinazione del seme di rovo, lampone ed epilobio. — Ann. Accad. ital. sci. forest., 1972, N 21, p. 369—388. — *Granström A.* Seed banks in five boreal stands originating between 1810 and 1963. — Can. J. Bot., 1982, vol. 60, N 9, p. 1815—1821. — *Piroznikov E.* Seed bank in the soil of stabilized ecosystem of a deciduous forest (Tilio-Carpinetum) in the Bialowieza National Park. — Ekol. Polska, 1983, vol. 31, N 1, p. 145—172. — *Pratt D. W., Black R. A., Zamora B. A.* Buried viable seed in ponderosa pine community. — Can. J. Bot., 1984, vol. 62, N 1, p. 44—52. — *Strickler G. S., Edgerton P. J.* Emergent seedlings from coniferous litter and soil in eastern Oregon. — Ecology, 1976, vol. 57, N 4, p. 801—807.

Московский государственный университет,
Ленинградский государственный
педагогический институт.

Поступило 17 II 1985.

УДК 581.9 : 634.94 Бот. журн., т. 71, № 9

Ю. А. Злобин, Е. А. Чумакова

ЭФЕМЕРОИДЫ ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА В УСЛОВИЯХ РЕКРЕАЦИИ

Y. A. ZLOBIN, E. A. TSHUMAKOVA. EPHEMEROIDS OF BROAD-LEAVED FOREST UNDER THE CONDITIONS OF RECREATION

На основе применения морфометрических методов выявлены особенности особей и ценопопуляций ранневесенних эфемероидов широколиственного леса, находящегося в условиях рекреационных нагрузок разного уровня. Установлена признакоспецифичность реагирования эфемероидов на рекреацию, приводящая к перестройке морфологической структуры особей и снижению качества их ценопопуляций.

Для второй половины XX в. характерны возрастание общей численности населения и увеличение его доли, проживающей в городах. На основе роста социального благосостояния в СССР все в более и более широких масштабах осуществляется организованный и неорганизованный туризм. Воздействие рекреации на биосферу становится народнохозяйственной и научной проблемой, особенно актуальной для зоны широколиственных лесов европейской части СССР, где плотность населения наибольшая.

Изменения лесных экосистем под влиянием рекреации глубоки и всесторонни. Многие их аспекты уже изучены (Савицкая, 1978; Полякова, 1979; Кондратюк и др., 1980; Рысин, 1983; Жевелева, Ким, 1984, и др.). Известно, что рекреация ведет к изменению свойств экотопа: уплотняется почва, изменяется соотношение между поверхностным и внутрипочвенным стоком, почва обогащается доступным азотом, местообитания ксерофитизируются. Эти факторы наряду с прямым выборочным уничтожением отдельных видов растений приводят к сменам видового состава сообществ, увеличивают в них долю устойчивых к рекреации растений — рекреатофитов. Механизмы рекреациогенных изменений растительности в общих чертах уже активно исследуются на видовом и фитоценотическом уровнях (Зелинский, Жижин, 1975; Кузнецова, 1976; Рогова, 1983; Белоусова, 1984; Малиновский, Царик, 1984; Rambousková, 1984), однако информация о влиянии рекреации на ценопопуляционные характеристики почти отсутствует. В этой связи была поставлена задача рассмотреть изменения структуры ценопопуляций экологически очень своеобразной группы видов — весенних эфемероидов широколиственного леса вдоль градиента рекреации.

Объекты и методика исследования

Объектами исследования послужили четыре изолированные ценопопуляции: *Scilla sibirica* Haw., *Anemone ranunculoides* L., *Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl. и *Corydalis solida* (L.) Clairv., приуроченные к широколиственным лесам Сумской обл. Все четыре местоположения относятся к типу условий местообитания, по Д. В. Воробьеву (1953), C_2—D_2, для которых названные выше виды являются индикаторными (Молоткова, 1971), и ассоциации Querceto—Tilieto—Aceretum aegopodioso—caricosum. Основное различие между этими местоположениями состояло в уровне рекреационного воздействия, что дало возможность построить градиент рекреации. По классификации С. А. Дыренкова (1983), он охватил ступени от 0 до $2^а$. Этот градиент был подразделен на четыре ступени.

I ступень — лесной участок расположенный в пределах заказника «Банный Яр». Ассоциация Querceto—Tilieto—Aceretum aegopodioso-caricosum в нем представляет собой результат 11-летнего демутационного процесса и может рассматриваться как эталон незатронутого рекреацией растительного сообщества. Ее описания уже опубликованы (Дидух, Сухой, 1984; Злобин, Сухой, 1985).

II ступень — лесной участок, расположенный вблизи населенного пункта Киянице. Он несет на себе следы небольшого рекреационного воздействия. Тропинки занимают 2—3 % территории. Неморальные виды и подлесок полностью сохранились. Внедрение нитрофилов и рекреатофитов незначительное.

III ступень — лесной участок у населенного пункта Токари, примыкающий к черте г. Сумы и используемый для рекреации более интенсивно. Тропинки и вытоптанные участки занимают здесь 7—8 % площади. Подлесок сильно изрежен. Подрост древесных пород встречается редко. В составе травяного покрова заметно увеличена доля нитрофилов и рекреатофитов *Urtica dioica*, *Ajuga reptans*.

IV ступень — лесной участок у санатория «Басы», находящийся в черте г. Сумы. Он примыкает к небольшому парку и используется для рекреации очень интенсивно. Здесь вытоптано до 15 % площади. Подрост древесных пород и подлесок практически отсутствуют. Ряд неморальных видов полностью выпал из состава сообщества. Их места заняты нитрофилами и рекреатофитами *Urtica dioica*, *Ajuga reptans*, *Alliaria petiolata*, *Chelidonium majus*.

На участках более интенсивной рекреации эфемероиды уже исчезают полностью, и поэтому такие местоположения в градиент рекреации не включены. Ценопопуляции эфемероидов в дальнейшем именуются по их местоположениям.

На каждой ступени рекреационного градиента были сделаны общие геоботанические описания, заложены трансекты для учета численности эфемероидов, взяты выборки этих растений для морфологического анализа. У особей растений эфемероидов были учтены 13 статических, метрических и аллометрических параметров по общепринятой в морфометрических исследованиях методике (Hunt, 1978; Злобин, 1984а). Анализ возрастных состояний растений проводили в соответствии с закономерностями их онтогенеза (Velenovsky, 1907; Трофимов, 1952; Troll, 1954; Голубев, 1956; Никитина, 1957; Ryberg, 1959; Савоськин, 1960; Горышина, 1964; Tumidajowicz, 1971; Draskovits, 1978—1979; Dafni e. a., 1981; Смирнова и др., 1985, и др.). Для морфометрического анализа были использованы только генеративные особи растений, находящиеся в фазе цветения. Обработка количественных данных проведена методами регрессионного, корреляционного и факторного анализов (Иберла, 1980; Мостеллер, Тьюки, 1982). Внимание к количественным аспектам морфологической структуры вполне оправдано тем, что именно она в первую очередь обеспечивает онтогенетическую адаптацию (Мозговая, 1983; Ernst, 1983; Баранов и др., 1984).

Плотность и запас фитомассы

Территория, на которой размещаются особи растений ценопопуляций, может рассматриваться как популяционное поле. Одной из его важнейших характеристик является плотность особей, определяемая их числом на единице площади. Под влиянием рекреационных нагрузок плотность популяций эфемероидов падает, снижаясь к концу градиента примерно в 3 раза (табл. 1). Реакция разных видов при этом несколько различается. В наибольшей степени (в 6—9 раз) сокращается плотность особей в ценопопуляциях *Scilla* и *Gagea*. Для *Scilla* характерно повышение числа особей на промежуточных ступенях рекреации, что явно связано с выпадением из сообщества конкурентов (в первую очередь *Aegopodium podagraria*). Общий механизм снижения плотности ценопопуляций при рекреации неоднозначен. Здесь, безусловно, влияет увеличение плотности почвы, что приводит к более поверхностному положению клубней, а у *Anemone* — корневищ. Параллельное уменьшение мощности подстилки при рекреации имеет следствием бо́льшую промерзаемость почвы. Замечено, что после суровой для Сумской обл. зимы 1984/85 г. в ценопопуляции Басы наблюдалось немалое число луковиц с поврежденной верхушкой, которая к апрелю—маю уже загнивала. Этот процесс завершался полной гибелью таких растений. Рекреация вызывала смещения в сроках прохождения фенофаз у эфемероидов. На IV ступени градиента рекреации повышенная инсоляция вела к более раннему снеготаянию и лучшему прогреванию почвы. Эфемероиды здесь раньше трогались в рост и зацветали. Особенно резко сдвигались фено-

фазы у *Gagea* и *Anemone*. Такие растения в большей степени попадали под действие весенних заморозков и повреждались. Этот механизм создавал дополнительную предпосылку для снижения плотности ценопопуляций эфемероидов при рекреации. В условиях летней рекреационной ксерофитизации снижение численности особей эфемероидов может быть связано с нарушениями формирования полноценных семян (Смирнова, 1985), хотя такие местообитания наиболее полно обеспечивают потребности эфемероидов для цветения в зимнем холоде и летнем прогревании (Горышина, 1963).

ТАБЛИЦА 1

Средняя плотность особей в их ценопопуляциях по градиенту рекреации (шт/м²)

Вид	Ценопопуляция			
	Банный Яр	Кияница	Токари	Басы
Scilla sibirica	45.6	23.1	49.1	5.0
Corydalis solida	35.1	5.8	15.2	25.5
Gagea lutea	13.5	7.7	2.9	2.3
Anemone ranunculoides	59.4	55.1	0.3	17.4
Итого	153.6	91.7	67.5	50.2

Прямой пересчет числа особей не дает полной характеристики ценопопуляциям. Он преувеличивает роль мелких особей в сложении популяционных полей. В этой связи необходим анализ данных по размеру фитомассы или площади листовой поверхности, которые приходятся в ценопопуляциях эфемероидов на единицу площади. Результаты учета общего запаса фитомассы (без корней) приведены в табл. 2. Они показывают, что рекреация снижает фитомассу эфемероидов как в целом по их группе, так и в отдельности по видам: от I к IV ступеням градиента рекреации фитомасса падает более чем в 5 раз. При использовании регрессионного анализа и аппроксимации зависимости фитомассы и плотности от уровня рекреации прямыми линиями были получены уравнения регрессии. Для плотности особей в ценопопуляциях эфемероидов уравнение имело вид

$$y = 174.35 - 33.44x,$$

а для запаса фитомассы

$$y = 529.75 - 115.35x.$$

Сравнение этих линий регрессии с очевидностью показывает, что вторая из них падает по ступеням градиента рекреации круче, чем первая. Таким образом, рекреация не только вызывает снижение плотности особей в ценопопуляционных полях эфемероидов, но и приводит к резкому снижению фито-

ТАБЛИЦА 2

Средняя фитомасса эфемероидов по градиенту рекреации (г/м²)

Вид	Ценопопуляция			
	Банный Яр	Кияница	Токари	Басы
Scilla sibirica	244.0	100.3	161.5	7.3
Corydalis solida	97.9	15.3	45.0	54.8
Gagea lutea	17.4	11.7	5.2	2.6
Anemone ranunculoides	112.3	72.2	0.4	17.6
Итого	471.6	199.5	212.1	82.3

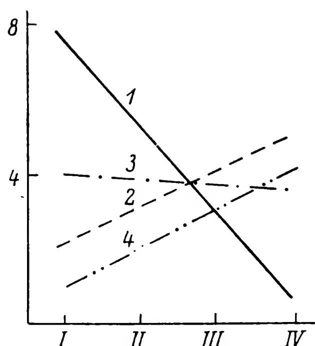


Рис. 1. Изменение уровня контагиозности в ценопопуляциях эфемероидов по градиенту рекреации.

1 — *Scilla*, *2* — *Gagea*, *3* — *Anemone*, *4* — *Corydalis*. *На оси абсцисс* — ступени рекреации, *на оси ординат* — значения величины $\sigma^2/\bar{x}$.

массы, что косвенно свидетельствует об уменьшении размеров и числа отдельных особей. Данные табл. 1 и 2 позволяют легко вычислить нижний порог плотности и запаса фитомассы у эфемероидов, начиная с которого происходит быстрое выпадение их ценопопуляций из растительных сообществ. Возможно, что в разных ассоциациях этот порог неодинаков.

Размещение особей эфемероидов в их популяционных полях, оцениваемое на основе критерия $\sigma^2/\bar{x}$ (Clapham, 1936), для всех видов оказалось контагиозным; отношение $\sigma^2/\bar{x}$ было более единицы. У *Corydalis* и *Gagea* (рис. 1) степень контагиозности возросла. Уравнение регрессии имеет вид для *Corydalis*

$$y = 0.25 + 0.82x;$$

для *Gagea*

$$y = 1.54 + 0.80x.$$

У *Anemone* закономерное изменение типа размещения по градиенту рекреации не отмечено. Возможно, это связано с клональным характером роста этого растения, уравнение регрессии

$$y = 4.256 - 0.15x.$$

У *Scilla* контагиозность в размещении особей по градиенту рекреации заметно падала: уравнение регрессии имело вид

$$y = 10.28 - 2.37x.$$

Жизненное состояние особей

Уровень жизнеспособности одновозрастных растений проявляется в их морфологической структуре, которая интегрирует в себе особенности роста особей в предшествующий период времени. Как у многопризнаковых биологических систем жизненное состояние особей раскрывается лишь при анализе комплекса характерных для них морфологических параметров. В этом комплексе параметры, которые имеют тесные коррелятивные связи с большим числом других параметров, выступают как ведущие, ключевые. Известно (Злобин, 1981, 1984б), что ключевыми в комплексе морфопараметров обычно являются общая фитомасса растений, размер листовой поверхности, репродуктивное усилие, фотосинтетическое усилие. Два последних параметра вычислялись соответственно по формулам

$$RE = W_R/W, \quad LWR = W_L/W,$$

где W — общая фитомасса растений, W_R — фитомасса репродуктивных органов (в данном случае в фазу цветения), W_L — фитомасса листьев. С опорой на эти, а также на некоторые дополнительные признаки оказалось возможным раскрыть тенденции изменения жизненного состояния эфемероидов по градиенту рекреации.

Scilla в условиях фитоценотического оптимума (ценопопуляция Банный Яр) имела средний вес особей 5.35 ± 0.36 г, листовую поверхность — 36.6 ± 2.41 см^2, фотосинтетическое усилие — 0.36 ± 0.007 г/г, репродуктивное усилие — 0.20 ± 0.007 г/г. Средний диаметр луковиц составил 13.9 ± 0.37 мм, что, по О. В. Смирновой (1967), соответствует молодым генеративным растениям. Под воздействием рекреации все эти параметры снижались (рис. 2), что свидетельствует об общем измельчании особей. Наиболее значительно уменьшались при этом общая фитомасса и длина растения.

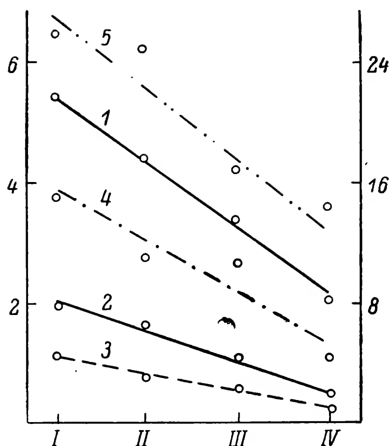


Рис. 2. Изменения морфометрических параметров в ценопопуляции *Scilla* по градиенту рекреации.

1 — общая фитомасса, *2* — фитомасса листьев, *3* — фитомасса генеративных органов, *4* — число цветков, *5* — общая длина растения. Здесь и на рис. 3—5: *на оси абсцисс* — ступени рекреации; *на оси ординат* — фитомасса (г) (*слева*) и число цветков (шт) (*справа*).

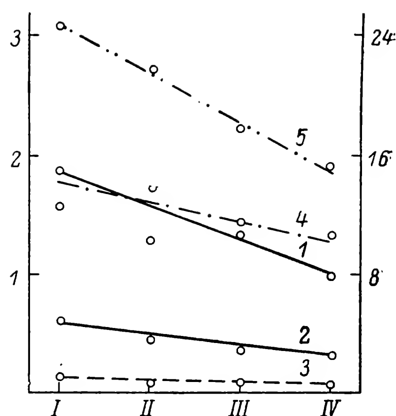


Рис. 3. Изменения морфометрических параметров в ценопопуляции *Anemone* по градиенту рекреации.

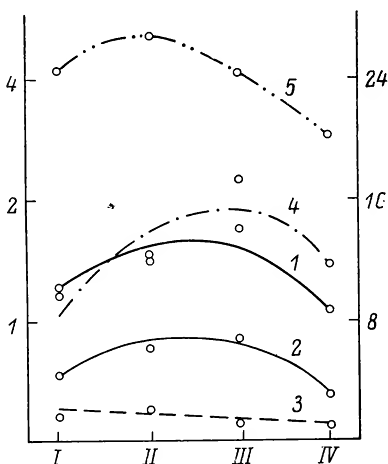


Рис. 4. Изменения морфометрических параметров в ценопопуляции *Gagea* по градиенту рекреации.

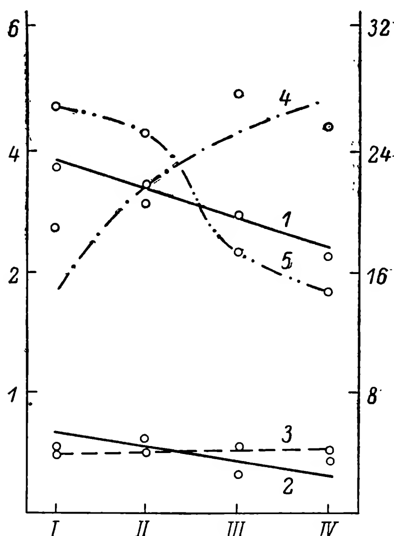


Рис. 5. Изменения морфометрических параметров в ценопопуляции *Corydalis* по градиенту рекреации.

Anemone в условиях Банного Яра имел среднюю фитомассу 1.89±0.09 г, листовую поверхность — 42.1±4.03 см², репродуктивное усилие — 0.10±±0.004 г/г, фотосинтетическое усилие — 0.36±0.10 г/г. Аналогично *Scilla* у этого рода рекреация вызывала общее измельчание особей (рис. 3) при наибольшем снижении общей фитомассы и длины растений. В наименьшей степени снижалась масса генеративных органов (главным образом за счет числа цветков).

Особый характер носят изменения жизненного состояния особей *Gagea* (рис. 4) по градиенту рекреации. Для них характерно достижение максимального размера и наибольшего значения морфометрических параметров на промежуточных ступенях рекреации. У особей *Gagea* из ценопопуляции Токари были зарегистрированы максимальный для градиента рекреации средний вес (1.79±0.09 г), наибольшая листовая поверхность (17.9±0.30 см²) и наибольшее число цветков (4.17±0.230 шт) на одну особь. Подобные явления уже

отмечались в литературе. Г. А. Полякова с соавторами (1983) описали увеличение размеров особей копытня на промежуточных ступенях антропогенной дигрессии фитоценозов. Вероятно, здесь сказывается снижение численности конкурентов, к которым эфемероиды очень чувствительны, так как имеют самую низкую интенсивность фотосинтеза. По данным Т. К. Горышиной (1975), она составляет у них только 20—25 мг CO_2/дм·ч$^{-1}$. Летневегетирующие травянистые растения с ранним началом вегетации при их высоком обилии укорачивают «световую» фазу в жизни эфемероидов и тем снижают их жизненное состояние.

Необычна реакция у *Corydalis* (рис. 5). При возрастании рекреационных нагрузок у особей снижаются общая фитомасса, листовая поверхность и длина растений, но параллельно происходит довольно резкое увеличение значений морфопараметров репродуктивной сферы: возрастает масса генеративных органов, увеличивается число цветков. Таким образом, тренды вегетативной и генеративной сфер при рекреации здесь противоположны.

Существует мнение (Рысина, 1968), что уменьшение размеров особей снижает возможности их генеративного размножения. Вероятно, это справедливо не для всех видов растений и не для всех ситуаций. У изученной группы эфемероидов эта тенденция была видоспецифичной. У *Scilla* и *Gagea* уменьшение общей фитомассы растений приводило к снижению числа цветков: на каждый 1 г соответственно терялось 0.65 и 1.94 цветка/особь. В отличие от этого у *Corydalis* и *Anemone* регрессия числа цветков на массу особей была статистически несущественной, а число цветков при снижении общей фитомассы имело тенденцию к увеличению. Увеличение размера репродуктивного усилия, о чем нередко пишут (Gross e. a., 1983) как об общем правиле, было отмечено по градиенту рекреации только у *Corydalis*, у остальных видов оно снижалось.

В целом рекреация, безусловно, ухудшала жизненное состояние особей эфемероидов. Но характер и степень этого ухудшения были специфическими в отношении как разных признаков, так и разных видов растений. Общее измельчание особей эфемероидов в условиях рекреации в определенной степени связано с уплотнением почвы. Известно (Salisbury, 1929), что оно ограничивает рост всех подземных органов растений и в первую очередь луковиц и корневищ. Снижение числа метамеров под влиянием рекреации само по себе уменьшает биологическую надежность растений (Тарасов, 1982), делает их менее устойчивыми к действию различных стрессов, а размер растений, как известно, в наибольшей степени определяет их судьбу (Young, 1984).

Возрастная и виталитетная структура ценопопуляций

Непростая взаимосвязь вегетативной сферы и мощности развития генеративных органов отражается на возрастной структуре ценопопуляций эфемероидов. При учете только двух возрастных групп — вегетативных и генеративных особей — видно (табл. 3), что отношения между ними по градиенту рекреации достаточно закономерно меняются. Для *Scilla*, *Anemone* и *Gagea* характерно четкое убывание отношения генеративные/вегетативные особи при повышении рекреационных нагрузок. Наибольшим это отношение оказалось в ценопопуляции Банный Яр, где у всех видов эфемероидов оно более единицы, исключая *Anemone*, в ценопопуляциях которой всегда преобладали вегетативные особи. У *Corydalis* по градиенту рекреации отношение генеративные/вегетативные особи стабилизировано; отмечалось даже статистически несущественное увеличение доли генеративных особей в ценопопуляциях.

Размерная структура ценопопуляций эфемероидов выявилась на основе данных учета общей фитомассы особей. Она оказалась достаточно сложной благодаря довольно широкой амплитуде варьирования размера особей (табл. 4). В порядке убывания коэффициента вариации фитомассы (от 47 до 19 %) виды эфемероидов составляли ряд *Corydalis—Scilla—Anemone—Gagea*. Для последних членов этого ряда была характерна наиболее однородная размерная структура ценопопуляций. У *Scilla*, *Corydalis* и *Anemone* статистически достоверное изменение размерной структуры ценопопуляций по градиенту рекреации не выявлено: тренды изменения значений коэффициента вариации недостоверны. У *Gagea* рекреация вызвала увеличение разброса между особями в ценопопу-

ТАБЛИЦА 3

Отношения численностей генеративных и вегетативных особей в ценопопуляциях эфемероидов

Вид	Ценопопуляция			
	Банный Яр	Кияница	Токари	Басы
Scilla sibirica	3.75	2.12	1.71	0.55
Corydalis solida	2.22	1.23	0.58	2.77
Gagea lutea	2.97	1.24	0.21	2.0
Anemone ranunculoides	0.76	0.79	—	0.20

ТАБЛИЦА 4

Изменчивость особей эфемероидов по градиенту рекреации, оцениваемая по коэффициенту вариации (процент)

Вид	Ценопопуляция			
	Банный Яр	Кияница	Токари	Басы
Scilla sibirica	39.5	44.1	39.6	34.1
Corydalis solida	43.8	46.4	38.7	38.5
Gagea lutea	26.4	31.9	30.9	45.2
Anemone ranunculoides	25.3	33.3	39.6	34.0

ляциях. В этом случае, согласно теоретической аппроксимации, по четырем ступеням рекреации коэффициент изменчивости фитомассы возрастал с 25.3 до 41.9 %.

На общее качество популяций влияет преобладание в них особей того или иного размера — преимущественно крупных или преимущественно мелких. Для оценки этого ценопопуляционного параметра статистические ряды распределения особей эфемероидов по фитомассе были разбиты на пять классов: *a*, *b*, *c*, *d*, *e*. Классы были получены путем разделения вариационного ряда на равные интервалы с учетом правила Стерджеса (Венецкий, Венецкая, 1979). Общее качество ценопопуляций оценивалось индексом $Q=\frac{1}{2}(a+b+c)$, т. е. полусуммой частостей классов больших и средних размеров особей. У всех видов эфемероидов ценопопуляции Басы были депрессивного типа. Оказалось (табл. 5, рис. 6), что тренд качества ценопопуляций по рекреационному градиенту положительно скоррелирован с изменениями основных морфометрических параметров. У *Scilla* и *Anemone* рекреация достаточно резко снижала качество ценопопуляций и приводила к преобладанию мелких особей. У *Corydalis* качество ценопопуляций по градиенту рекреации менялось мало, а у *Gagea* ценопопуляции с наибольшей долей крупных особей наблюдались в Токарях. Если принять подразделение ценопопуляций по качеству на три основных типа: процветающие (п), равновесные (р) и депрессивные (д) (Злобин, 1976) (табл. 5), то у эфемероидов при движении по рекреационному градиенту тип ценопопуляций сменялся от процветающих к депрессивным. В местоположении Басы ценопопуляции всех видов эфемероидов имели депрессивный характер.

Отдельные детали изменения качества особей и ценопопуляций эфемероидов раскрываются при использовании многомерных методов. Даже простая ординация особей по двум морфопараметрам — фитомассе и числу цветков — показывает, что у *Scilla* (рис. 7) от I до IV ступеней рекреации изменяется структура популяционных полей в пространстве этих параметров. Общий тренд изменений состоит в снижении как фитомассы, так и числа цветков. Аналогичен, но в меньших масштабах тренд по рекреационному градиенту у *Anemone*. У *Corydalis* (рис. 8) конфигурация популяционных полей меняется меньше, а тренд изменений носит другой характер — небольшого измельчания особей при увеличении числа цветков. Подобная картина обнаружена и у *Gagea*.

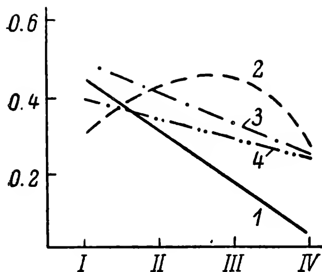


Рис. 6. Изменения качества ценопопуляций эфемероидов по градиенту рекреации.

1—4 — то же, что на рис. 1. *На оси абсцисс* — ступени рекреации; *на оси ординат* — значения критерия $Q = {}^1/_2(a+b+c)$.

При использовании для оценки качества ценопопуляций коррелятивного анализа (Q-техника) в сочетании с факторным анализом (Злобин, 1981) с опорой на комплекс из 13 морфометрических параметров дополнительно обнаружено (табл. 6) своеобразие поведения разных видов эфемероидов по рекреационному градиенту. У *Scilla*, как можно видеть из изменений расстояния до центра координат,

$$l = F_1^2 + F_2^2,$$

где F_1 и F_2 — нагрузки на первый и второй факторы, при общем падении качества особей от I к IV ступени градиента наиболее резкое их ухудшение наблюдается между III и IV ступенями. *Anemone* удерживает качество ценопопуляций на градиенте рекреации довольно стабильно при очень плавном его снижении. У *Gagea* наивысшее качество имеет ценопопуляция Банный Яр, и при общем ухудшении по градиенту рекреации отмечен заметный пик на III ступени (в ценопопуляции Токари). Тренд ценопопуляции *Corydalis* по градиенту рекреации не выражен. Максимальный виталитет здесь регистрируется на I и II ступенях, но заметное снижение качества ценопопуляции не наблюдается и на IV ступени. Этот вид наиболее устойчив к рекреационным воздействиям.

ТАБЛИЦА 5

Качество (Q) ценотических популяций эфемероидов

Вид	Ценопопуляция			
	Банный Яр	Киянница	Токари	Басы
Scilla sibirica	0.40 (п)	0.36 (п)	0.24 (д)	0.00 (д)
Corydalis solida	0.37 (п)	0.36 (п)	0.38 (п)	0.24 (д)
Gagea lutea	0.35 (п)	0.39 (п)	0.46 (п)	0.28 (р)
Anemone ranunculoides	0.48 (п)	0.37 (п)	0.46 (п)	0.22 (д)
В среднем	0.40	0.37	0.38	0.19

ТАБЛИЦА 6

Расстояние от центра координат в пространстве первых двух факторов у ценопопуляций эфемероидов (в единицах факторных нагрузок)

Ценопопуляция	*Scilla sibirica*	*Corydalis solida*	*Gagea lutea*	*Anemone ranunculoides*
Банный Яр	0.9728	1.0008	0.9896	0.9988
Киянница	0.9719	0.9866	0.9481	0.9986
Токари	0.9672	0.9842	0.9816	0.9853
Басы	0.4831	0.9222	0.9465	0.9970

Заключение

Рекреация является мощным фактором, преобразующим экосистемы широколиственных лесов. Нарастание рекреационных нагрузок приводит к полному выпадению эфемероидов из этих сообществ. На участках градиента рекреации, где эфемероиды еще сохранились, происходят разносторонние трансформации

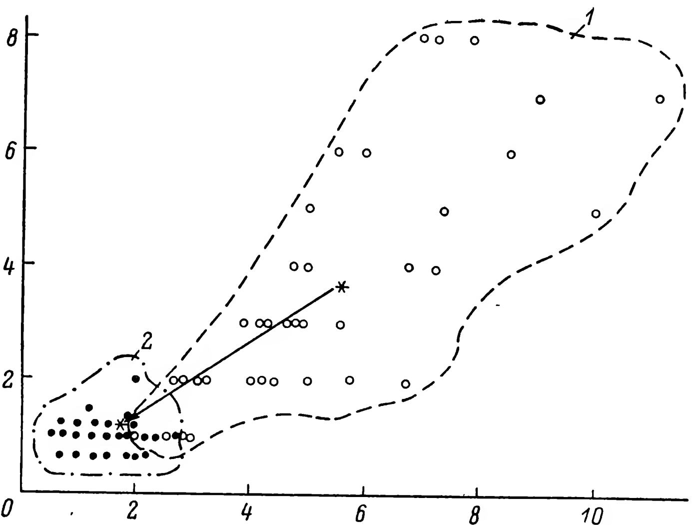


Рис. 7. Популяционные поля *Scilla* в пространстве осей общая фитомасса — число цветков.

Ценопопуляции: *1* — Банный Яр, *2* — Басы. Тренды средних значений параметров обозначены *стрелкой*. *На оси абсцисс* — фитомасса (г), *на оси ординат* — число цветков (шт).

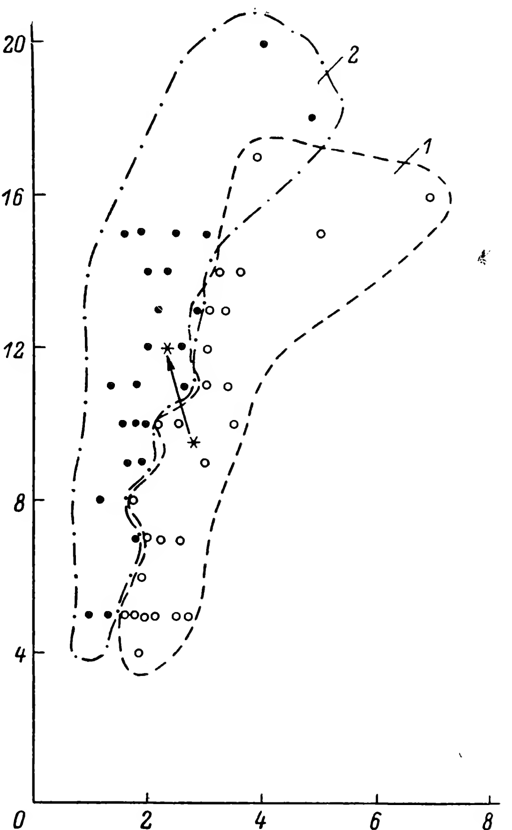


Рис. 8. Популяционные поля *Corydalis* в пространстве осей общая фитомасса—число цветков.

Обозначения те же, что на рис. 7.

их ценопопуляций. У всех эфемероидов рекреация приводит к снижению плотности ценопопуляций и их фитомассы. Изменения типа размещения особей оказываются видоспецифическими и могут быть разнонаправленными. Общее качество особей эфемероидов под действием рекреационных нагрузок неравномерно падает. У всех видов эфемероидов (в наибольшей степени у *Corydalis*) выражена специфичность изменения морфопараметров при росте рекреационных нагрузок, когда у особей одного и того же вида разные морфопараметры изменяются в разной степени или даже имеют разные тренды. В результате этого рекреация ведет не только к простому измельчанию особей, но и к принципиальной перестройке типа их морфоструктуры и архитектоники. У отдельных видов эфемероидов (*Gagea*) оптимум развития особей приходится на промежуточные ступени рекреации. Как общее правило выявлена тенденция к уменьшению амплитуды изменчивости особей при рекреации. Но у разных видов эфемероидов темпы формирования такого однообразия особей в популяционных полях были разными. Под влиянием рекреации процветающие ценопопуляции эфемероидов превращались в равновесные или депрессивные. В качестве элемента общего мониторинга антропогенеза должен осуществляться ценопопуляционный мониторинг, необходимый для прогнозирования состояния растительных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов М. П., Борисовская Г. М., Васильев Б. Р. Некоторые принципы эколого-анатомических исследований. — В кн.: I Всес. конф. по анатомии растений. Л., 1984, с. 15—16. — *Белоусова Н. А.* К вопросу об устойчивости живого напочвенного покрова к рекреационному воздействию. — В кн.: Устойчивость растительности к антропогенным факторам и био рекультивация в условиях Севера. Сыктывкар, 1984, с. 10—13. — *Венецкий И. Г., Венецкая В. И.* Основные математико-статистические понятия и формулы в экономическом анализе. М.: Статистика, 1979. 447 с. — *Воробьев Д. В.* Типы лесов европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1953. 452 с. — *Голубев В. Н.* К биоморфологии природных растений Подмосковья с запасающими органами побегового происхождения. — Учен. зап. Моск. обл. педагог. ин-та, 1956, т. 41, вып. 1, с. 41—104. — *Горышина Т. К.* Экспериментально-экологический анализ сезонной ритмики ранневесенних дубравных эфемероидов. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 11, с. 1570—1582. — *Горышина Т. К.* О вегетативном размножении пролески сибирской. — Науч. докл. высшей школы, Биол. науки, 1964, № 3, с. 103—106. — *Горышина Т. К.* Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 127 с. — *Дидух Я. П., Сухой И. Б.* Сучасний стан рослинного покрову лісового масиву Банний Яр (Сумська область) та його охорона. — Укр. бот. журн., 1984, т. 50, № 5, с. 70—73. — *Дыренков С. А.* Изменение лесных биогеоценозов под влиянием рекреационных нагрузок и возможности их регулирования. — В кн.: Рекреационное лесопользование в СССР. М.: Наука, 1983, с. 20—34. — *Жевелев Е. М., Ким Е. Л.* Влияние рекреационной нагрузки на твердость почвы. — Науч. докл. высшей школы, Биол. науки, 1984, № 10, с. 105—107. — *Зеленский Н. Н., Жижин Н. П.* Об изменении подроста под влиянием рекреационных нагрузок. — Лесн. журн., 1975, № 4, с. 34—36. — *Злобин Ю. А.* Оценка качества ценопопуляций подроста древесных растений. — Лесоведение, 1976, № 6, с. 72—79. — *Злобин Ю. А.* Об уровнях жизнеспособности растений. — Журн. общ. биологии, 1981, № 4, с. 492—505. — *Злобин Ю. А.* Ценотические популяции растений. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984а. 52 с. — *Злобин Ю. А.* Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984б. 59 с. — *Злобин Ю. А., Сухой И. Б.* Пострекреационная демутация в лесном сообществе. — В кн.: Фитоценология антропогенной растительности. Уфа: Изд-во Башкир. фил. АН СССР, 1985, с. 29—39. — *Иберла К.* Факторный анализ. М.: Статистика, 1980. 398 с. — *Кондратюк Е. Н., Тарабрин В. П., Бакланов В. Т. и др.* Промышленная ботаника. Киев: Наук. думка, 1980. 259 с. — *Кузнецова Т. С.* Изменение структуры фитоценозов под влиянием антропогенных факторов. — В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М.: Наука, 1976, с. 66—68. — *Малиновский К. А., Царик И. В.* Оценка антропогенной дигрессии на контакте лесного и субальпийского поясов в Карпатах. — Экология, 1984, № 5, с. 23—31. — *Мозговая С. А.* Жизненность ландыша майского в степных дубравах Поволжья. — В кн.: Проблемы рационального использования и охраны комплекса Самарской Луки. Куйбышев, 1983, с. 60—63. — *Молоткова И. И.* Индикационная характеристика эфемероидов дубовых лесов Усманского бора. — В кн.: Лесоводство и агромелиорация. Киев: Урожай, 1971, вып. 27, с. 132—134. — *Мостеллер Ф., Тьюки Д.* Анализ данных и регрессия. М.: Финансы и статистика, 1982, вып. 1. 317 с.; вып. 2. 239 с. — *Никитина К. К.* К биологии ранневесенних растений. — Учен. зап. Сарат. педагог. ин-та, 1957, вып. 28, с. 209—224. — *Полякова Г. А.* Рекреация и деградация лесных биоценозов. — Лесоведение, 1979, № 3, с. 70—80. — *Полякова Г. А., Малышева Т. В., Флеров А. А.* Антропогенные изменения широколиственных лесов Подмосковья. М.: Наука, 1983. 117 с. — *Рогова Т. В.* Опыт изучения пространственно-функциональной структуры рекреационных лесов: Тез. докл. VII Всес. делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1983, с. 313. — *Рысин Л. П.* Рекреационные леса и проблема оптимизации рекреационного лесопользования. — В кн.:

Рекреационное лесопользование в СССР. М.: Наука, 1983, с. 5—20. — *Рысина Г. Д.* К характеристике семенной продуктивности некоторых лесных травянистых растений. — В кн.: Сложные боры хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1968, с. 145—153. — *Савицкая С. П.* О рекреационной деградации пригородных лесов. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 12, с. 1710—1721. — *Савоськин И. П.* Биологические особенности луковичных геофитов в связи с их экологией в настоящем и прошлом. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 7, с. 1073—1078. — *Смирнова О. В.* Жизненный цикл сибирской пролески (*Scilla sibirica* Andr.). — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1967, № 9, с. 76—84. — *Смирнова О. В.* Динамика ценопопуляций травянистых растений широколиственных лесов европейской части СССР. — В кн.: Динамика ценопопуляции растений. М.: Наука, 1985, с. 23—36. — *Смирнова О. В., Тимченко В. Н., Черемушкина В. А.* Поведение видов и структура синузий эфемероидов лесов «Липового острова». — Бюл. МОИП, отд. биол., 1952, № 2, с. 3—15. — *Тарасов О. А.* Стратегия экологических приспособлений растений, их популяций и растительных сообществ. — В кн.: Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. ун-та, 1982, с. 110—125. — *Трофимов Т. Т.* Вегетативное размножение хохлатки Галлера (плотной) (*Corydalis halleri* Willd.). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1952, № 3, с. 68—76. — *Clapham A. H.* Over-dispersion in grassland communities and the use of statistical methods in plant ecology. — J. Ecol., 1936, vol. 24, N 1, p. 232—251. — *Dafni A., Cohen D., Noy-Meir I.* Life-cycle variation in geophytes. — An. Mo. Bot. Gard., 1981, vol. 68, N 4, p. 652—660. — *Draskovits R. M.* Photosynthetic capacity of species in a beechwood. I. Early spring geophytes. — An. Univ. Sci. Budapest, Sec. biol., 1978—1979, vol. 20—21, p. 67—71. — *Ernst W.* Ökologische Anpassungsstrategien an Bodenfaktoren. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1983, Bd 96, N 1, S. 49—71. — *Gross K., Berner T., Marschall E.* Patterns of resource allocation among five herbaceous perennials. — Bul. Torrey Bot. Club, 1983, vol. 110, N 3, p. 345—352. — *Hunt R.* Plant growth analysis. London: Edward Arnold, 1978. 67 p. — *Rambousková H.* Some notes on forest ruderalisation. — Preslia, 1984, vol. 56, N 2, p. 117—123. — *Ryberg M. A.* Morphological study of *Corydalis nobilis*, *C. cava*, *C. solida* and some allied species, with reference to their underground organs. — Acta Horti Berg., Uppsala, 1959, vol. 19, N 3, p. 15—119. — *Salisbury E. J.* The biological equipment of species in relation to competition. — J. Ecol., 1929, vol. 13, N 2, p. 197—222. — *Troll W.* Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Teil I. Jena: Gustav Fischer, 1954. 258 S. — *Tumidajowicz D.* Phenology of increase of underground organs of the herb layer plants in the deciduous Tilio — carpinetum association of the Niepolomice forest. — Bul. Acad. Pol. Sci., Ser. sci. biol., 1971, vol. 19, N 12, p. 795—799. — *Velenovsky J.* Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Teil 2. Praga: Fr. Rivnac, 1907. 731 s. — *Young T. P.* The comparative demography of semelparous *Lobelia telekii* and iteroparous *Lobelia keniensis* on mount Kenya. — J. Ecol., 1984, vol. 72, N 2, p. 637—650.

Сумский филиал
Харьковского сельскохозяйственного института.

Получено 2 VII 1985.

УДК 577.472 : 581.9+591.9 (470.1)

Бот. журн., т. 71, № 9

Н. В. Вехов, А. Н. Кулиев

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГИДРОФИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ НА СЕВЕРНОМ ТИМАНЕ, В МАЛОЗЕМЕЛЬСКОЙ И НА ЗАПАДЕ БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДР

N. V. VEKHOV, A. N. KULIEV. DISTRIBUTION OF THE HYDROPHILOUS PLANTS IN NORTH TIMAN, MALOZEMELSKAYA AND IN WEST BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRAS

Рассматриваются флора и распространение по основным типам местообитаний высших водных и околоводных растений на Северном Тимане, востоке Малоземельской, западе Большеземельской тундр и в долине нижнего течения р. Печоры, севернее г. Нарьян-Мара. Выявлены 64 вида настоящих водных, прибрежно- и околоводных растений. Наиболее бедный видовой состав макрофитов отмечен в термокарстовых озерах на торфяниках и бугристых болотах. Самая разнообразная флора высших водных и околоводных растений свойственна пойменным водоемам.

В связи с усилением антропогенного пресса на природные экосистемы Крайнего Севера возрастает роль водной растительности как индикатора загрязнения среды. Однако о высшей водной растительности, обитающей на большой территории Крайнего Севера европейской части СССР, до сих пор имеются скудные и отрывочные данные. Наименее изучены в этом плане Северный Тиман, Малоземельская тундра, запад Большеземельской тундры и

Распространение высших водных
и околоводных растений на обследованной территории

Пояс макрофитов	Вид	Экологические группы макрофитов	Северный Тиман				Восток Малоземельской тундры		Верхнее течение р. Шапкиной			Низовья р. Печоры
			типы водоемов региона									
			1	2	3	4	1	2	1	2	3	4
А	*Equisetum arvense* L.	gg	—	+	+	—	—	+	—	+	+	+
А	*E. fluviatile* L.	gd	—	+	—	+	—	+	—	+	+	+
А, Б	*E. palustre* L.	gg—gd	—	+	+	—	—	+	—	+	+	+
Б	*Sparganium emersum* Rehm.	gd	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
Б	*S. hyperboreum* Laest.	gd	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Б	*S. minimum* L.	gd	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+
Б, В	*Potamogeton alpinus* Balb.	gd—gt	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+
Б, В	*P. berchtoldii* Fieb.	gt	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+
Б, В	*P. friesii* Rupr.	gt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
А—В	*P. gramineus* L.	gd—gt	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+
Б, В	*P. pectinatus* L.	gt	—	—	—	+	—	+	—	—	+	+
Б, В	*P. perfoliatus* L.	gt	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+
Б, В	*P. praelongus* L.	gt	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+
А	*Triglochin palustre* L.	gg	—	+	+	+	—	+	—	+	+	+
А	*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert.	gg	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
А, Б	*Alopecurus aequalis* Sobol.	gg—gd	—	+	+	+	—	—	—	+	+	+
А	*Agrostis stolonifera* L.	gg	—	—	+	—	—	+	—	—	+	+
А	*Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn.	gg	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
А, Б	*Arctophila fulva* (Trin.) Anderss.	gg—gd	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+
А	*Eriophorum medium* Anderss.	gg	—	—	—	—	+	—	+	+	+	+
А	*E. polystachyon* L.	gg	—	+	+	—	+	+	+	+	+	+
А	*E. russeolum* Fries.	gg	—	+	+	—	—	+	—	+	+	+
А	*E. scheuchzeri* Hoppe	gg	—	—	—	—	+	—	+	+	+	—
А	*E. vaginatum* L.	gg	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—
А	*Carex acuta* L.	gg	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+
А, Б	*C. aquatilis* Wahlenb. subsp. *aquatilis*	gg—gd	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
А, Б	*C. aquatilis* Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult.	gg—gd	+	+	+	—	+	+	+	+	+	—
А	*C. caespitosa* L.	gg	—	+	+	—	—	—	—	—	—	+
А	*C. cinerea* Poll.	gg	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
А	*C. juncella* (Fries.) Th. Fries	gg	—	+	+	—	—	—	—	—	—	+
А, Б	*C. rariflora* (Wahl.) Smith	gg	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+
А	*C. rostrata* Stokes	gg	—	—	—	+	—	+	—	—	+	—
А, Б	*C. rotundata* Wahl.	gg	—	—	+	+	+	—	+	+	+	+
Б, В	*Lemna minor* L.	gt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Б, В	*L. trisulca* L.	gt	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
А	*Juncus arcticus* Willd.	gg	—	+	+	—	—	+	—	+	+	+
А	*J. filiformis* L.	gg	—	—	—	—	—	+	—	+	+	+
А	*Rumex aquaticus* L.	gg	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+
А, Б	*Polygonum amphibium* L.	gt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
В	*Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries	gd	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Б, В	*Batrachium peltatum* (Schrank.) C. Presl.	gt	—	—	+	—	—	+	—	+	+	+
А, Б	*Caltha palustris* L.	gg	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
А, Б	*Ranunculus gmelinii* DC.	gd	—	—	+	—	—	+	—	+	+	+
А, Б	*R. hyperboreus* Rottb.	gd	—	+	+	—	—	+	—	+	+	+
А	*R. lapponicus* L.	gg	—	—	+	—	—	—	—	+	+	+
А, Б	*R. pallasii* Schlecht.	gd	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+
А	*R. repens* L.	gg	—	—	+	—	—	+	—	+	+	+
А	*R. reptans* L.	gg—gd	—	—	+	—	—	+	—	+	+	+
А	*Erisymum hieracifolium* L.	gg	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
А, Б	*Rorippa amphibia* (L.) Bess.	gd	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
А	*Cardamine pratensis* L.	gg	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+
А, Б	*Comarum palustre* L.	gg	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Б, В	*Callitriche hermaphroditica* L.	gt	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Б, В	*C. verna* L.	gd	—	+	+	—	—	+	—	+	+	+
Б, В	*Myriophyllum spicatum* L.	gt	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+

Пояс макрофитов	Вид	Экологические группы макрофитов	Северный Тиман				Восток Малоземельской тундры		Верхнее течение р. Шапкиной			Низовья р. Печоры
			типы водоемов региона									
			1	2	3	4	1	2	1	2	3	4
Б, В	*Hippuris vulgaris* L.	gd	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Б	*Naumburgia thyrsiflora* L.	gd	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
А, Б	*Menyanthes trifoliata* L.	gg	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
А, Б	*Myosotis palustris* (L.) L.	gg	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
А	*Mentha arvensis* L.	gg	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
Б, В	*Utricularia vulgaris* L.	gt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
А, Б	*Galium uliginosum* L.	gg	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
А	*Petasites frigidus* (L.) Cass.	gg	—	—	+	—	+	—	+	+	+	+
А	*P. radiatus* (J. F. Gmel.) Toman.	gg—gd	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
А	*Senecio congestus* (R. B.) DC.	gg	+	—	—	—	—	—	+	—	—	+
	Всего видов в составе флоры		52				36		45			57
	Число видов в составе флоры водоемов каждого типа		12	22	32	31	15	32	17	36	44	57

Примечание. gg — гигро-, gd — гидро- и gt — гидатофиты; цифрами обозначены озера водораздельные (1 — термокарстовые на торфяниках, 2 — термокарстовые на минеральных грунтах, 3 — ледниково-подпрудные) и долинные (4); буквами — пояса макрофитов (А — около-, Б — прибрежно- и В — водный). Знак «плюс» — вид обнаружен, знак «минус» — вид отсутствует.

пойма нижнего течения р. Печоры, где исследования проводили лишь с целью определения состояния оленьих пастбищ (Самбук, 1930, 1931; Дедов, 1931; Лесков, 1936). Некоторые сведения о флоре высших водных растений территории содержатся в работах И. А. Перфильева (1934—1936), А. И. Лескова (1937), в «Арктической флоре СССР» (1960—1971) и «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1974—1977).

В июне—августе 1984 г. мы обследовали Северный Тиман (долину р. Индиги и ее небольшие притоки) (А. Н. Кулиев), восточную часть Малоземельской тундры от побережья Коровинской губы до оз. Песчаного, пойму нижнего течения р. Печоры и запад Большеземельской тундры (верхнее течение р. Шапкиной) (Н. В. Вехов). Обсуждению результатов этих исследований посвящена данная работа. Общий список обнаруженных нами растений представлен в таблице. Названия даны по сводке С. К. Черепанова (1981). Разделение высших водных и околоводных растений на экологические группы проводили согласно Ю. В. Рычину (1948) и И. Д. Богдановской-Гиенэф (1974).

Водораздельные озера Северного Тимана, востока Малоземельской и запада Большеземельской тундр

Для водоразделов всего обследованного региона характерны термокарстовые озера (обследовано более 40 озер); намного реже встречаются подпрудно-ледниковые озера (обследованы 6 таких озер — 3 в бассейне верхнего течения р. Шапкиной и 3 — в бассейне р. Индиги). Термокарстовые озера приурочены к плоско- и крупнобугристым торфяникам и плоским водоразделам, сложенным песчаными и суглинистыми грунтами. Размеры и форма термокарстовых озер самые разнообразные — от нескольких десятков до 800 м и более дл., до 300—500 м шир. и 0.4—1.2 м глубины. Подпрудно-ледниковые озера при сходных размерах имеют глубину до 5—6 м.

На Северном Тимане основу растительности термокарстовых озер на торфяниках составляют прибрежно- и околоводные виды растений (6 из 7 обнаруженных здесь макрофитов). В них отмечен только один пояс макрофитов — комплекс околоводной растительности из *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *Arctophila*

fulva, *Hippuris vulgaris*, *Ranunculus pallasii*, *Carex cinerea*; реже встречается *Senecio congestus*. Из гидатофитов произрастает только *Lemna trisulca*.

Среди термокарстовых озер запада Большеземельской и востока Малоземельской тундр наиболее бедный видовой состав макрофитов характерен для озер, приуроченных к торфяникам и бугристым болотам (всего 8 видов гигро-, гидро- и гидатофитов). Здесь выявлены два пояса макрофитов — около- и прибрежно-водный, занимающие всю береговую линию озер. Первый пояс шириной 0.3—0.9 м образован *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *C. rariflora*, *C. rotundata*, *Eriophorum polystachyon*, *E. medium*, *Cardamine pratensis* (доминирует *Carex rotundata*), а пояс прибрежно-водных растений имеет ширину 0.3—2.5 м и образован *C. rotundata* и *Comarum palustre* (на юге территории, в бассейне верхнего течения р. Шапкиной, еще и *Menyanthes trifoliata*).

При деградации и обмелении таких озер в них изменяются состав и распределение макрофитов. Пояс околоводной растительности отделен от пояса прибрежно-водной сфагновой или сфагново-сабельниковой сплавиной (доминируют *M. trifoliata*, *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Comarum palustre*). Край сплавины, обращенный в озеро, оконтурен зарослями с преобладанием *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *C. rariflora*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, до 0.5—1.0 м шир. За поясом прибрежно-водной растительности в воде развиваются отдельные куртины *Sparganium hyperboreum* (размер куртин 1—3 $м^2$) с примесью *Lemna trisulca*. Болота, занимающие бывшие озерные ванны, зарастают *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Eriophorum vaginatum*, *E. scheuchzeri*, образующими сплошной покров.

Чрезвычайная бедность флоры макрофитов термокарстовых озер на торфяниках определяется постоянной гибелью возникающих зарослей и отдельных растений под обвалами подмываемых водой торфяных берегов, наличием здесь бедных питательными веществами субстратов, образованных преимущественно осевшим торфом, низкими значениями pH воды (3.2—6.2), прогрессирующим процессом сплавинообразования и заболачивания и относительно близким залеганием многолетнемерзлых толщ (на глубине до 1 м) от поверхности донных грунтов, что обусловливает низкую температуру донных отложений (в среднем до 9—10, максимум до 12—14°) и создает неблагоприятные условия для роста макрофитов.

По составу флоры и разнообразию макрофитов разных экологических групп от этих озер отличаются водоемы на минеральных грунтах плоских водоразделов. В таких термокарстовых озерах отмечены в 2 раза большее число макрофитов и образование трех поясов водной и околоводной растительности. В прибрежной зоне, от верхнего уровня весеннего паводка до уровня воды, развивается комплекс околоводной растительности, включающей 22 вида прибрежно- и околоводных растений (см. таблицу): доминируют представители родов *Ranunculus*, *Eriophorum*, *Carex* и также виды *Alopecurus aequalis*, *Comarum palustre*, *Caltha palustris*, *Arctophila fulva*; остальные произрастают изолированными куртинами или представлены одиночными растениями. В отличие от термокарстовых озер на торфяниках здесь отмечены *Juncus arcticus*, *J. filiformis*, *Callitriche verna*, *Equisetum fluviatile*, *E. palustre*, *Caltha palustris*, *Alopecurus aequalis*, *Petasites frigidus*. Наибольшее развитие пояса около- и прибрежно-водных растений выявлено на участках побережья с пологими и низкими берегами: ширина этой группировки макрофитов 30—50 м: на участках с крутыми берегами около- и прибрежно-водные растения занимают не более 2—5 м по ширине склона. Развитие двух других поясов макрофитов зависит от морфологических особенностей озерных ванн и площади мелководий в прибрежной зоне водоемов. Ясно выраженная смена поясов водной и прибрежно-водной растительности наблюдается при плавном увеличении глубины озерной ванны к ее центру и при развитии мелководий, достигающих иногда центра озера. В таких водоемах на глубинах 0.2—0.4 м на заиленных грунтах наблюдаются мощные разрастания водных и околоводных растений разных экологических групп — *Hippuris vulgaris*, *Arctophila fulva*, *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *Lemna trisulca*, *Sparganium hyperboreum*, *Caltha palustris*, *Callitriche hermaphroditica*, *C. verna*, *Batrachium peltatum* (доминируют первые 4 вида), создающих второй пояс макрофитов. На мелководьях глубиной 0.4—0.6 м формируется третий пояс

макрофитов, представленный гидатофитами *Myriophyllum spicatum*, *Lemna trisulca*, *Batrachium peltatum*, *Sparganium hyperboreum* и гидро-гигрофитом *Arctophila fulva*, образующими разреженные заросли. Нередко на заиленных и суглинистых грунтах заросли прибрежно-водных макрофитов *Arctophila fulva* и *Sparganium hyperboreum* с участием гидатофитов *Callitriche hermaphroditica*, *Myriophyllum spicatum*, *Lemna trisulca*, обычно произрастающих небольшими куртинами или единичными экземплярами, распространяются до глубины 1.0—1.5 м.

При деградации и обмелении термокарстовых озер на минеральных грунтах сокращаются площади, занятые комплексом гидатофитов, и разрастаются сообщества из прибрежно- и околоводных форм (растения второго пояса макрофитов) с примесью гидатофита *L. trisulca*.

По сравнению с термокарстовыми озерами на торфяниках и бугристых болотах наблюдающаяся здесь более разнообразная флора макрофитов (см. таблицу) объясняется значительно лучшими условиями обитания, поскольку донные грунты представлены заиленными песчано-глинистыми отложениями, имеющими высокую температуру (более 13—14°) из-за большей глубины сезонного протаивания донных толщ и отступания зоны залегания многолетнемерзлых грунтов в безледный период, а pH воды имеет нейтральные значения.

Среди подпрудно-ледниковых озер наибольшее разнообразие водных и околоводных растений (см. таблицу) отмечено в озерах равнинной тундры в бассейне верхнего течения р. Шапкиной, где пояса макрофитов ясно выражены и отделены друг от друга. Из-за обрывистости берегов этих озер прибрежная зона невелика по ширине — 0.2—2 м. На заливаемой паводковыми водами суше отмечено разрастание представителей прибрежно- и околоводных (см. таблицу) макрофитов, обычных в термокарстовых озерах на минеральных грунтах. К указанным ранее видам добавляются *Rumex aquaticus* и *Petasites radiatus*. Доминирующие формы в обоих случаях сходны. На заиленных галечниковых и песчано-галечниковых грунтах прибрежных отмелей распространены смешанные заросли прибрежно-водных и околоводных макрофитов (8 видов), занимающих глубины 0.2—1.3 м. По мелководьям эти заросли распространяются по всей акватории озера на расстояние до 320 м от берега и здесь ограничиваются глубиной 1.3 м. В состав этого второго пояса макрофитов входят гигрогидрофит *Arctophila fulva* и гидатофиты *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. alpinus*, *P. friesii*, *Myriophyllum spicatum*, *Batrachium peltatum*, *Lemna trisulca*. На мелководьях таких озер первостепенное значение для образования разрастаний макрофитов имеет *Arctophila fulva*, так как густые заросли и мощные стебли этого вида «гасят» волны и снижают губительное действие волнобоя, поэтому на мелководьях (до 1 м) обнаруженные нами гидатофиты ограничены в своем распространении только зарослями *A. fulva*. На большей глубине (1.5—2.3 м) гидатофиты образуют мощные заросли по всему дну, особенно густые на заиленных грунтах (третий пояс макрофитов — пояс настоящих водных растений).

В подпрудно-ледниковых озерах Тиманской тундры водная и околоводная растительность по своему составу беднее и развивается исключительно на каменистых и песчано-каменистых грунтах. Например, в оз. Вырей обнаружены всего 16 видов растений двух экологических комплексов. Близ уреза воды узкой полосой вдоль берега тянутся заросли *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *Comarum palustre*, *Caltha palustris* (пояс околоводной растительности шириной до 1 м). В поясе прибрежно-водных растений на мелководьях озера отмечены разреженные заросли *Equisetum palustre* и *Batrachium peltatum*; стебли хвоща покрыты клубками харовых водорослей. Из настоящих водных растений обнаружены *B. peltatum* и *Potamogeton perfoliatus*; последний образует здесь небольшие по площади, часто встречающиеся и разбросанные по акватории плотные чистые заросли.

Характерная особенность флоры макрофитов подпрудно-ледниковых озер — возрастание разнообразия гидатофитов, благодаря чему и происходит общее обогащение ее видами. Оно связано с распространением богатых органикой илистых грунтов и увеличением глубины озер, что способствует улучшению питания водных растений и исключает или снижает отрицательное действие

волнобоя в подобных водоемах, поэтому здесь создаются благоприятные условия для обитания укореняющихся настоящих водных растений (рдесты, шелковники и др.) и число их в подпрудно-ледниковых озерах возрастает до 8 видов.

Долинные водоемы рек Северного Тимана и нижней Печоры

Долинные водоемы представляют наибольший интерес как местообитания водных и околоводных растений в регионе, так как русла рек, особенно крупных, текущих в меридиональном направлении из таежной зоны в тундру, могут служить путями миграций бореальных видов на север, в Субарктику.

На Северном Тимане, в долине р. Индиги, выделяются мелкие водоемы прирусловых валов поймы и пойменные водоемы. В первых (глубина 0.7—1.0 м) пояса макрофитов выражены неясно; здесь обычны *Galium uliginosum*, *Carex aquatilis* subsp. *aquatilis*, *Phalaroides arundinacea*, *Caltha palustris*, *Mentha arvensis*; зеркало чистой воды по краю обрамлено *Sparganimum minimum* и *Carex aquatilis* subsp. *aquatilis*. При меньшей глубине (до 0.5 м) по всей акватории водоемов распространены заросли двух последних видов. Для глубин 0.3—0.5 м характерны *Potamogeton gramineus*, *Alopecurus aequalis* и *Hippuris vulgaris*.

Озера высокой поймы в этой части обследованного региона окружены осоковыми ивняками. По берегам озер хорошо выражен пояс околоводной растительности (ширина 1.0—3.0 м), образованный *Carex rostrata*, *C. aquatilis* subsp. *aquatilis*, *Comarum palustre*, реже с участием этих же осок и *Equisetum fluviatile*. За этим поясом обычны чистые заросли *Comarum palustre*. На прибрежных мелководьях (глубина 0.3—0.5 м) с илистыми грунтами образуется пояс прибрежно-водной растительности из *Sparganium minimum*, *Potamogeton gramineus*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*, *P. alpinus*, *Myriophyllum spicatum*, *Hippuris vulgaris*.

В озерах низкой поймы формируются заросли двух поясов макрофитов — около- и прибрежно-водной растительности. Пояс околоводной растительности шириной до 5 м образован *Comarum palustre*, *Carex aquatilis* subsp. *aquatilis*, *Eriophorum russeolum*, реже — с участием *Carex rariflora* и *Calamagrostis neglecta*. На мелководьях формируются заросли прибрежно-водного пояса макрофитов (*Myriophyllum spicatum*, *Equisetum fluviatile*, *Hippuris vulgaris*, *Lemna trisulca*, *Potamogeton pectinatus*), занимающего глубины до 0.2 м и распространяющегося на ширину до 2 м.

Озера на первой надпойменной террасе встречаются довольно редко; обычно они приурочены к подножию коренного склона. Здесь выявлены 3 пояса макрофитов. В прибрежье, заливаемом весной паводковыми водами, произрастают околоводные макрофиты *Carex aquatilis* subsp. *aquatilis* и *Comarum palustre*, образующие пояс до 3 м шир. На мелководьях озер (0.2—0.4 м) распространены смешанные заросли прибрежно-водного пояса макрофитов из *Potamogeton berchtoldii*, *Lemna trisulca*, *Callitriche hermaphroditica*, *Carex rostrata*. Гидатофиты, создающие третий пояс макрофитов (*Potamogeton perfoliatus*, *P. gramineus*, *P. alpinus*, *P. praelongus*), занимают глубины 0.5—1.2 м.

В руслах рек водная растительность бедна по составу и представлена только околоводными видами *Petasites radiatus*, *Carex aquatilis* subsp. *aquatilis*, *C. rostrata*, *C. acuta*, *Equisetum fluviatile*. Из-за быстрого течения, распространения песчаных и каменистых грунтов заросли настоящей водной растительности в реках практически отсутствуют, и лишь изредка в заводях и на участках с замедленным течением встречаются небольшие куртинки гидатофитов *Sparganium minimum* и *Potamogeton pectinatus*. В небольших реках региона образование зарослей гидатофитов наблюдалось только один раз — на участке нижнего течения р. Индиги близ урочища «Железные ворота». Здесь вдоль берегов полосой в 2—3 м тянутся заросли рдестов — *P. gramineus*, *P. pectinatus*, *P. alpinus* (глубина 0.3—1.0 м). В зоне прибрежья на мелководьях (глубина 0.1—0.3 м) было отмечено несколько экземпляров *Sparganium emersum*,

Наибольшее разнообразие долинных водоемов имеет место в пойме нижнего течения р. Печоры. Здесь самая богатая флора макрофитов (см. таблицу) характерна для разнообразных постоянных водоемов поймы, ежегодно заливае-

мых ее участков или затопляемых в годы с экстремально высокими паводками и отшнуровавшихся заливов, связанных с рекой только протоками. Характерно образование трех поясов макрофитов. Пояс околоводных макрофитов (ширина 2—120 м от уреза воды до верхнего уровня паводка) образован хвощами, осоками, лютиками, злаками (см. таблицу), видом *Potamogeton gramineus* (наземная форма var. *terrestris*). Доминируют виды родов *Carex*, *Equisetum*, *Ranunculus*, а также *Caltha palustris*, *Rorippa amphibia*, *Cardamine pratensis*.

В мелких озерах поймы (до 2 м глубиной) и на мелководьях более глубоких озер (глубже 3—6 м) далее следует пояс прибрежно-водной растительности из гигро- и гидрофитов *Arctophila fulva*, *Alopecurus aequalis*, *Myosotis palustris*, *Galium uliginosum*, *Menyanthes trifoliata* с участием гидатофитов *Utricularia vulgaris*, *Lemna minor*, *Potamogeton friesii* и др. (см. таблицу). Он ограничен в своем распространении глубинами 1.2 м и областью заиленных грунтов. В глубоких озерах ширина этого пояса макрофитов составляет 2—30 м, а в мелких он занимает всю акваторию.

В озерах глубже 3—6 м на высокой незаливаемой пойме в отличие от водоемов заливаемой поймы формируется еще и третий пояс макрофитов — пояс гидатофитов, занимающий участки дна с заиленными грунтами до глубины 2.5—3.0 м. Он представлен только настоящими водными растениями — *Myriophyllum spicatum*, *Batrachium peltatum*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *P. friesii*, *P. gramineus*, *Lemna trisulca*.

В заболачиваемых озерах высокой поймы пояс околоводной растительности отделен от пояса прибрежно-водных макрофитов сплавиной шириной 2—12 м, состоящей из *Carex aquatilis* subsp. *aquatilis*, *C. rariflora*, *C. rotundata*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Equisetum palustre* и других гигро- и гидрофитов (см. таблицу). Вдоль уреза воды сплавина обрамлена *Menyanthes trifoliata* и *Carex aquatilis* subsp. *aquatilis*. Комплекс прибрежно-водной растительности обеднен, состоит из *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *P. alpinus*, *Sparganium hyperboreum*, *Myriophyllum spicatum*, *Lemna trisulca* и занимает глубины до 1.2 м. Далее следуют заросли из указанных рдестов, *Menyanthes trifoliata* и *Lemna trisulca*.

В заливаемых озерах низкой поймы отрицательное влияние на макрофиты оказывают ежегодные наносы ила, погребающие биотопы (мощность таких отложений 2—10 см), и, видимо, поэтому здесь отсутствуют рдесты, уруть, другие гидатофиты с мягкими и ломкими стеблями, а произрастают только формы с прочными стеблями, способные ежегодно образовывать мощную поросль, пробивающую толщу наносов, — *Carex aquatilis* subsp. *aquatilis*, *Arctophila fulva*, *Equisetum fluviatile*, *Caltha palustris*, *Comarum palustre*, *Hippuris vulgaris*; из гидатофитов изредка и в небольшом числе встречается лишь *Lemna trisulca*.

Богатство флоры макрофитов пойменных водоемов в отличие от плакорных участков подзоны кустарниковых тундр обследованного региона, по-видимому, можно объяснить двумя факторами. Во-первых, при смене растительных формаций в послеледниковье на этой территории в настоящее время и в прошлом возможны миграции бореальных форм вниз по долинам рек, их акклиматизация и сохранение в силу более благоприятных условий обитания в пойменных озерах. Приносимые с верховий рек водные массы, имеющие более высокую температуру (на 3—5° выше, чем в водоемах окрестной тундры), создают в пойме благоприятный микроклимат, обусловливают бóльшую продолжительность безледного периода и повышение температуры воды в озерах поймы на 2—5°, т. е. условия обитания здесь во многом близки к таковым для макрофитов в пределах их ареалов в таежной зоне. Во-вторых, для всех пойменных водоемов характерны богатые питательными веществами илистые и заиленные мягкие грунты, способствующие массовому развитию густых зарослей у многих видов водных и околоводных растений, и практически полное отсутствие многолетнемерзлых толщ.

Итак, флора гигро-, гидро- и гидатофитов обследованной территории включает 64 вида макрофитов. Основу ее составляют бореальные и плюризональные виды (57 и 64), широко распространенные в лесной зоне. Арктических и гипоарктических видов всего 7 — *Arctophila fulva*, *Carex aquatilis* subsp. *stans*,

Eriophorum russeolum, *Juncus arcticus*, *Carex rariflora*, *Petasites radiatus*, *Sparganium hyperboreum*. Вероятно, флора макрофитов данной территории аллохтонная и сформировалась в основном благодаря миграциям в тундру ряда видов из лесной зоны. Такое распространение возможно по рекам, которые текут в тундру из таежной зоны. В пользу этого говорит тот факт, что из-за благоприятных условий именно в долинных водоемах отмечены наибольшее разнообразие макрофитов разных экологических групп и произрастание практически всех обнаруженных в регионе гигро-, гидро- и гидатофитов. Дальнейшее их расселение по водоемам водоразделов целиком зависит от конкретных условий существования в каждом из типов местообитаний. На водоразделе в зоне залегания многолетнемерзлых грунтов в типичные здесь водоемы из-за неблагоприятных для макрофитов условий существования расселяются не все виды, и поэтому часть мигрантов до сих пор ограничена в своем распространении в основном поймами рек и не выходит за их пределы. Таких видов 10 — *Carex cespitosa*, *C. juncella*, *Polygonum amphibium*, *Triglochin palustre*, *Mentha arvensis*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Utricularia vulgaris*, *Lemna minor*, *Rorippa amphibia*, *Erisymum hieracifolium*.

Расселение некоторых мигрантов на водоразделы могло идти лишь в водоемы, аналогичные термокарстовым озерам на минеральных грунтах и подпрудноледниковым. В целом же поскольку подобных местообитаний гигро-, гидро- и гидатофитов в тундре очень мало и по суммарной площади они занимают относительно небольшую часть в пределах рассматриваемой нами территории, такая растительность не характерна для зональных тундровых водных экосистем (термокарстовые озера на торфяниках и бугристых болотах) и эти макрофиты приурочены в основном к интразональным местообитаниям (поймы рек и озера послеледникового рельефа). Для водоразделов обследованного региона, в зоне залегания многолетнемерзлых грунтов, где бо́льшая часть суши занята торфяниками и бугристыми болотами и сосредоточена основная масса типичных для тундровой зоны термокарстовых озер, из-за неблагоприятных условий существования характерны чрезвычайная видовая бедность макрофитов (не более 20 видов), относительное однообразие их экологического состава, основу которого составляют прибрежно- и околоводные формы, а также одинаковый комплекс доминирующих видов.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР / Под ред. А. И. Толмачева. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960—1971. Тт. 1—6. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Водная растительность СССР. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 12, с. 1728—1733. — *Дедов А. А.* Оленьи пастбища Тиманской тундры. — В кн.: Оленьи пастбища Северного края (исследования тундры как пастбища). Архангельск: Изд-во Севкрайгосторга, 1931, с. 86—135. — *Лесков А. И.* Геоботанический очерк приморских лугов Малоземельского побережья Баренцева моря. — Бот. журн., 1936, т. 21, № 1, с. 96—116. — *Лесков А. И.* Флора Малоземельской тундры. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 105 с. — *Перфильев И. А.* Флора Северного края. Архангельск.: Севкрайгиз, 1934—1936. Тт. 1—3. — *Рычин Ю. В.* Флора гигрофитов. М.: Сов. наука, 1948. 405 с. — *Самбук Ф. В.* Ботанико-географический очерк долины р. Печоры: Тр. Бот. муз. АН СССР, 1930, т. 22, с. 49—145. — *Самбук Ф. В.* Геоботаническая характеристика зимних пастбищ у устья р. Печоры. — В кн.: Оленьи пастбища Северного края (исследования тундры как пастбища). Архангельск.: Изд-во Севкрайгосторга, 1931, с. 136—167. — *Флора* северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л.: Наука, 1974—1977. Тт. 1—4. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

ВНИИ охраны природы и заповедного дела
Госагропрома СССР,
Москва, Знаменское-Садки.

Получено 20 V 1985.

Е. С. Нескрябина

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ ЛУГОВОЙ И ПСАММОФИТНО-СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ХОПЕРСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

E. S. N E S K R I A B I N A. SEASONAL DEVELOPMENT OF MEADOW AND PSAMMOPHYTIC-STEPPE VEGETATION IN KHOPER RESERVE

Рассматриваются особенности сезонного развития настоящих пойменных лугов низкого и среднего уровней, остепненных лугов прирусловых валов и псаммофитно-степных сообществ поймы р. Хопер в 1978—1984 гг. Приводятся характер цветения и феноритмотипический состав различных травяных сообществ поймы, обсуждается зависимость сезонного развития сообществ от гидрологического режима поймы и погодных условий.

Особенности сезонной изменчивости сообществ являются важной характеристикой фитоценозов и связаны с их зональным положением, условиями экотопа, видовым составом и соотношением экобиоморф. Закономерности сезонного развития травяных сообществ важно знать для разработки мероприятий по их рациональному использованию, охраны, а также для прогнозирования продуктивности.

В лесостепной зоне европейской части СССР хорошо изучено сезонное развитие коренной растительности — луговых степей (Покровская, 1940; Прозоровский, 1940; Борисова-Гуленкова, 1960; Семенова-Тян-Шанская, 1962; Жмыхова, 1979, и др.), значительно хуже — псаммофитных степей и луговой растительности пойм (Кошкина, 1954; Барабаш, 1963, 1968, 1982; Луценко и др., 1968; Горбачев, Луценко, 1970; Гуричева, Рачковская, 1965, и др.).

Настоящая работа является частью комплексных стационарных исследований динамики травяной растительности поймы р. Хопер, проведенных в 1978—1984 гг., и посвящена анализу сезонного развития растительности.

Объекты и методы исследований

Наблюдения проводили на настоящих пойменных лугах низкого и среднего уровней, на остепненных лугах прирусловых валов и активных сегментов поймы и на участках пойменно-псаммофитной степи. Занимая различные элементы ландшафта поймы с неодинаковым гидрологическим режимом и уровнем плодородия почв, указанные сообщества различаются между собой по видовому составу, набору экобиоморф, а также по структуре травостоя и его продуктивности, аспективности и сезонному развитию. Подробная характеристика экотопов и изученных пойменных сообществ, данные по гидрологическому режиму поймы р. Хопер и погодным условиям за 1978—1982 гг. опубликованы ранее (Титов, Нескрябина, 1982; Титов и др., 1984). Настоящая работа посвящена анализу сезонного развития травостоев.

На лугах низкого уровня за годы наблюдений зарегистрированы 84 вида цветковых растений. В травостое преобладают длинно- и короткокорневищные гидромезофиты. На лугах среднего уровня обнаружены 87 видов, представленных в основном длинно- и короткокорневищными мезофитами. На остепненных лугах прирусловых валов — 39 видов, доминируют длинно- и короткокорневищные, короткостержнекорневые и кистекорневые мезофиты, психромезофиты и мезоксерофиты. На участках псаммофитных степей отмечены 93 вида, представленных в основном плотнокустовыми кистекорневыми и короткостержнекорневыми, короткокорневищными и длиннокорневищными мезофитами, мезоксерофитами и ксерофитами.

Изучение сезонного развития травяных сообществ проводили круглогодично по методике И. Н. Бейдеман (1960). В период вегетации один раз каждые 5—7 дней, в период цветения видов — через день регистрировали аспективность сообществ, сроки и продолжительность фенофаз видов: рост вегетативных и генеративных побегов, бутонизацию, цветение, созревание и осыпание семян,

окончание вегетации. Один раз в месяц отмечали состояние зимующих растений. Феноритмотипы выделяли по методу И. В. Борисовой (1972).

Климат в Хоперском заповеднике отличается заметно выраженной континентальностью и недостаточным количеством осадков. Среднегодовая температура воздуха 5.8 °C, сумма осадков за год — 531.2 мм, среднемноголетняя (1939—1983 гг.) продолжительность паводка — 70 дней (с 30 III по 4 VI). За вегетационный период с апреля по сентябрь среднесуточная температура воздуха достигает 15.6°, количество выпавших осадков в среднем составляет 265 мм.

За 7 лет наблюдений погодные и гидрологические условия претерпевали значительные колебания (табл. 1): вегетационные периоды 1978, 1980, 1982, 1983 гг. были холоднее обычного с большим количеством осадков; лето 1979 г. отличалось большой сухостью, а лето 1981 г. было очень теплым и влажным. Исключительно теплым и сухим был вегетационный сезон 1984 г. В зависимости от погодных условий менялась длительность вегетации летне-зеленых видов — в годы с теплым и влажным вегетационным сезоном они вегетировали до конца октября—начала ноября, в годы с холодным и сухим — до конца сентября—начала октября.

ТАБЛИЦА 1

Среднемесячные температуры воздуха (°C) и сумма осадков (мм) за вегетационные периоды 1978—1984 гг.

Год	Апрель		Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
	температура	осадки	температура	осадки	температура	осадки	температура	осадки	температура	осадки	температура	осадки
1978	6.9	16.1	12.4	62.3	16.0	48.9	19.0	59.1	17.7	12.5	12.6	61.8
1979	4.8	103.8	18.8	11.7	18.6	12.5	19.6	66.3	19.8	38.9	13.4	57.2
1980	7.1	23.8	12.1	90.3	18.7	42.8	20.5	61.9	16.9	79.8	13.0	81.7
1981	4.8	51.4	14.5	9.5	21.8	23.2	20.7	131.3	20.7	31.3	13.0	24.0
1982	7.0	55.7	13.3	37.4	16.0	65.3	19.7	72.5	18.7	69.8	13.3	28.6
1983	12.2	14.2	16.2	83.6	17.1	24.7	20.0	165.7	17.8	31.9	13.2	13.5
1984	7.2	17.1	19.1	7.0	19.4	22.4	21.5	48.2	17.6	33.5	14.7	17.4
Среднемноголетние данные	7.0	36.0	15.0	50.6	19.4	38.8	20.9	58.2	19.3	45.6	12.8	36.0

Довольно длительный и высокий паводок наблюдался в 1979—1980 гг., когда вода с лугов низкого уровня сошла 10—16 VI, с лугов среднего уровня — 20 V—5 VI, с прирусловых валов — 3—5 VI. В 1979 г. две пробные площади на участках псаммофитной степи были залиты водой до 6—7 V. В 1978 и 1982 гг. сход воды с лугов низкого и среднего уровней отмечался в середине мая (12—14 V), с прирусловых валов вода сошла в конце апреля. В 1981 и 1983 гг. долгопоемные луга находились под водой до конца мая. В 1984 г. даже луга низкого уровня не заливались в паводок.

В дальнейшем мы будем рассматривать более подробно сезонное развитие луговой и псаммофитно-степной растительности в средний по степени увлажнения вегетационный сезон 1978 г., во влажный 1980 г., в засушливый — 1979 г. и в сильно засушливый 1984 г.

Результаты исследований

Для изученных сообществ характерно наличие зимнего периода покоя, когда с установлением устойчивого снежного покрова прекращается вегетация растений. По соотношению периода вегетации и покоя растения этих сообществ можно отнести к двум группам — длительно- и коротковегетирующим. Ведущей является группа длительновегетирующих видов, способных к вегетации в течение большей части года. В этой группе выявлены 3 типа фенологического развития: летне-зеленые, летне-зимне-зеленые, зимне-зеленые с летним периодом покоя (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Феноритмотипический состав пойменных лугов и псаммофитной степи

Феноритмотип	Луга						Псаммофитная степь	
	низкого уровня		среднего уровня		остепненные			
	число видов	процент	число видов	процент	число видов	процент	число видов	процент
Весенне-зеленые	—	—	—	—	—	—	4	7.1
Летне-зеленые	39	72	39	75	14	70	27	48.2
Летне-зимне-зеленые	15	28	13	25	6	30	16	28.6
Зимне-зеленые	—	—	—	—	—	—	9	16.1
Всего	54	100	52	100	20	100	56	100

Примечание. В табл. 2 и 3 включены данные по доминирующим и наиболее распространенным видам в сообществах.

К летне-зеленым растениям относятся травянистые многолетники и однолетники с продолжительностью вегетации, начинающейся в мае и заканчивающейся в августе—октябре и равной 4—7 месяцам. Летне-зеленые растения образуют одну генерацию побегов, отмирающих осенью. Это самый распространенный тип развития во всех изученных нами сообществах.

На лугах низкого уровня летне-зеленые виды составляют 72 %. Среди доминирующих по надземной массе и встречаемости многолетние виды *Carex cespitosa* L., *Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Fisch., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Gratiola officinalis* L., *Lythrum virgatum* L., *Sanguisorba officinalis* L., а также однолетние виды *Rorippa brachycarpa* (C. A. Mey.) Hayek, *Inula britannica* L. Группа летне-зеленых растений проявляет некоторую неоднородность по таким признакам, как продолжительность вегетации, сроки наступления определенных фаз развития, период активного роста. Так, у *Carex cespitosa*, *Eleocharis palustris* и *Euphorbia palustris* L. в мае наблюдаются период активного роста генеративных побегов, бутонизация и цветение. В июне—июле активный рост побегов отмечается у большинства растений этого феноритмотипа. В августе—сентябре заканчиваются ростовые процессы у *Sanguisorba officinalis* и *Lythrum virgatum*. Отмирание надземной части у летне-зеленых видов происходит также в различные сроки вегетационного периода. Первыми в июле—августе отмирают *Juncus atratus* Krock., *Gratiola officinalis*, основная масса видов этого феноритмотипа — в сентябре—октябре. Окончательное отмирание у поздноцветущих видов отмечено в октябре—ноябре.

На настоящих пойменных лугах среднего уровня также господствуют летне-зеленые растения (75 %). В составе доминантов *Sanguisorba officinalis*, *Galatella rossica* Novopokr. Летне-зеленые растения настоящих пойменных лугов по срокам цветения подразделяются на 4 группы: поздневесенние *Viola pumila* Chaix, *Eleocharis palustris*, раннелетние — *Carex melanostachya* Bieb. ex Willd., *Symphytum officinale* L., среднелетние — *Valeriana wolgensis* Kazak., *Becmannia eruciformis* (L.) Host, *Thalyctrum flavum* L., позднелетние — *Cirsium incanum*, *Achillea cartilaginea* Ledeb., *Gentiana pneumonanthe* L.

В остепненных злаковых ассоциациях прирусловых валов и активных сегментов поймы летне-зеленые виды составляют 70 %. Вегетация и отрастание побегов наблюдаются с середины апреля, период активного роста побегов у одних видов (*Rumex thyrsiflorus* Fingerh.) довольно короткий — в конце июня эти виды достигают максимума своего развития. У других растений (*Sedum maximum* (L.) Hoffm.) рост более продолжителен — пик развития приходится на август—сентябрь. В годы с теплой влажной осенью в октябре у этих видов могут развиваться побеги второй генерации, отмирающие, однако, зимой. Летне-зимне-зеленые растения прирусловых валов по срокам цветения представлены в основном среднелетними (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) и позднелетними (*Tanacetum vulgare* L.) видами. В отдельные годы встречаются поздне-

весенние (*Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult. et Schult. fil.) и раннелетние (*Asparagus officinalis* L.) летне-зеленые виды.

Большое число летне-зеленых видов встречается в типчаково-ковыльной псаммофитной степи. Отрастание растений отмечается в середине апреля. Период роста у таких видов, как *Phlomis tuberosa* L., *Astragalus virens* Pavl., *Coronilla varia* L., идет быстрыми темпами, и максимум их развития отмечается в начале июня. У *Gypsophila paniculata* L. и *Dianthus andrzejowskianus* (Zapał.) Kulcz. рост побегов более продолжительный, и в августе они достигают пика своего развития. Ранее всех отмирание наблюдается у *Phlomis tuberosa* и *Asparagus officinalis*, остальные виды засыхают постепенно до сентября—октября. *Dianthus andrzejowskianus* и *Phlomis tuberosa* могут образовывать побеги второй генерации, отмирающие поздней осенью или зимой. По срокам цветения растения псаммофитно-степных сообществ летне-зеленого феноритмотипа разделяются на 3 группы: раннелетние (*Asparagus officinalis*), среднелетние (*Inula salicina* L.) и позднелетние (*Kochia laniflora* (S. G. Gmel.) Borb.) виды.

Летне-зимне-зеленые растения сохраняют листья зелеными в течение всего года. Вегетация растений этого феноритмотипа начинается сразу после схода снежного покрова в конце марта—начале апреля. В течение вегетационного периода у них развивается несколько генераций побегов. Перезимовывает осенняя генерация.

На настоящих пойменных лугах низкого уровня летне-зимне-зеленые растения составляют 28 % от общего числа видов. В состав доминантов входят *Carex vulpina* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Lathyrus pratensis* L., *Ranunculus repens* L. В группе летне-зимне-зеленых растений можно выделить виды с коротким периодом активного роста (1.5—2 месяца). Максимума развития такие виды достигают в конце мая—июне (*Taraxacum officinale* Wigg., *Carex vulpina*, *Lysimachya nummularia* L.). У растений с более длительным периодом активного роста (*Lotus corniculatus* L., *Vicia cracca* L.) максимум развития приходится на июль—август. Осенью, в конце августа—сентябре формируются розетки листьев у розеточных видов и побеги второй генерации, уходящие под снег.

На лугах среднего уровня к летне-зимне-зеленым растениям относятся 25 % видов. В составе доминантов *Alopecurus pratensis* L., *Centaurea jacea* L., *Agrostis stolonifera* L., а также виды, отмеченные для лугов низкого уровня. Летне-зимне-зеленые растения настоящих пойменных лугов по времени цветения разделяются на 4 группы: поздневесенние — *Glechoma hederacea* L., *Ranunculus auricomus* L., раннелетние — *Stellaria graminea* L., среднелетние — *Centaurea jacea*, *Filipendula ulmaria*, позднелетние — *Cnidium dubium* (Schkuhr) Thell.

На участках прирусловых валов такой тип ритмики развития отмечен у поздневесеннего вида *Carex praecox* Schreb. и раннелетних *Alopecurus pratensis* L., *Poa angustifolia* L., достигающих максимума своего развития в конце мая. В июле наблюдается отмирание побегов, в сентябре формируются побеги второй генерации, которые перезимовывают. У позднелетнего *Eryngium planum* L. процесс роста затягивается, максимума развития растение достигает в конце августа—сентябре. В октябре после обсеменения и отмирания побегов весенне-летней генерации отрастает осенняя розетка листьев. В таком виде растение перезимовывает.

В типчаково-ковыльной степи летне-зимне-зеленые растения составляют 28.6 %. В апреле появляются побеги у *Poa angustifolia*, *Achillea nobilis* L., *Veronica spicata* L. В июне, после цветения, засыхают побеги у *Poa angustifolia*, процесс отмирания длится 2—3 недели. В сентябре—октябре появляются побеги осенней генерации. У *Festuca valesiaca* Gaudin, *Stipa borysthenica* Klok. ex Procud. первые признаки засыхания отмечаются в июне, отмирание идет постепенно до поздней осени, часть побегов перезимовывает, погибая весной. В сентябре—октябре формируются побеги осенней генерации, которые перезимовывают. Летне-зимне-зеленые растения псаммофитной степи цветут ранней весной (*Potentilla arenaria* Borkh.), в середине лета (*Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb.), поздним летом и осенью (*Veronica spicata*).

Зимне-зеленые виды с летним периодом покоя вегетируют с осени до весны. Такой тип ритмики отмечен только на участках псаммофитной степи. Поздней

осенью отрастают побеги у многолетних (*Allium rotundum* L.) и двулетних (*Erysimum diffusum* Ehrh.) видов, появляются всходы однолетников (*Veronica verna* L., *Erophila verna* (L.) Bess.), уходящие под снег. Весной после схода снега возобновляется их вегетация. Развитие идет довольно быстро, период активной вегетации составляет 1—1.5 месяца. В апреле—начале мая цветут ранневесенние (*Veronica verna*) и поздневесенние (*Poa bulbosa* L.) однолетники. В начале—середине июня цветут раннелетние (*Erysimum diffusum*) и среднелетние (*Allium rotundum*) многолетники. Отмирание зеленых побегов и листьев наблюдается в конце мая—июне.

Группа коротковегетирующих растений включает один феноритмотип — весенне-зеленые растения, представленные ранневесенними луковичными эфемероидами (*Gagea erubescens* (Bess.) Schult. et Schult. fil.) и яровыми ранневесенними однолетниками (*Androsace septentrionalis* L.) в сообществах псаммофитной степи. Вегетация таких растений начинается под снегом или сразу же после схода снега и продолжается 1—2 месяца. В мае растения увядают и к началу июня полностью выпадают из травостоя.

Таким образом, анализ феноритмотипического состава показал, что отличительными особенностями настоящих пойменных лугов Хоперского заповедника являются полное отсутствие эфемеров и зимне-зеленых растений с летним периодом покоя, преобладание летне-зеленых видов (72—75 %). В сообществах псаммофитной степи участие летне-зеленых видов сокращается до 50 %, возрастает роль зимне-зеленых (14.3 %) и весенне-зеленых (7.1 %) видов.

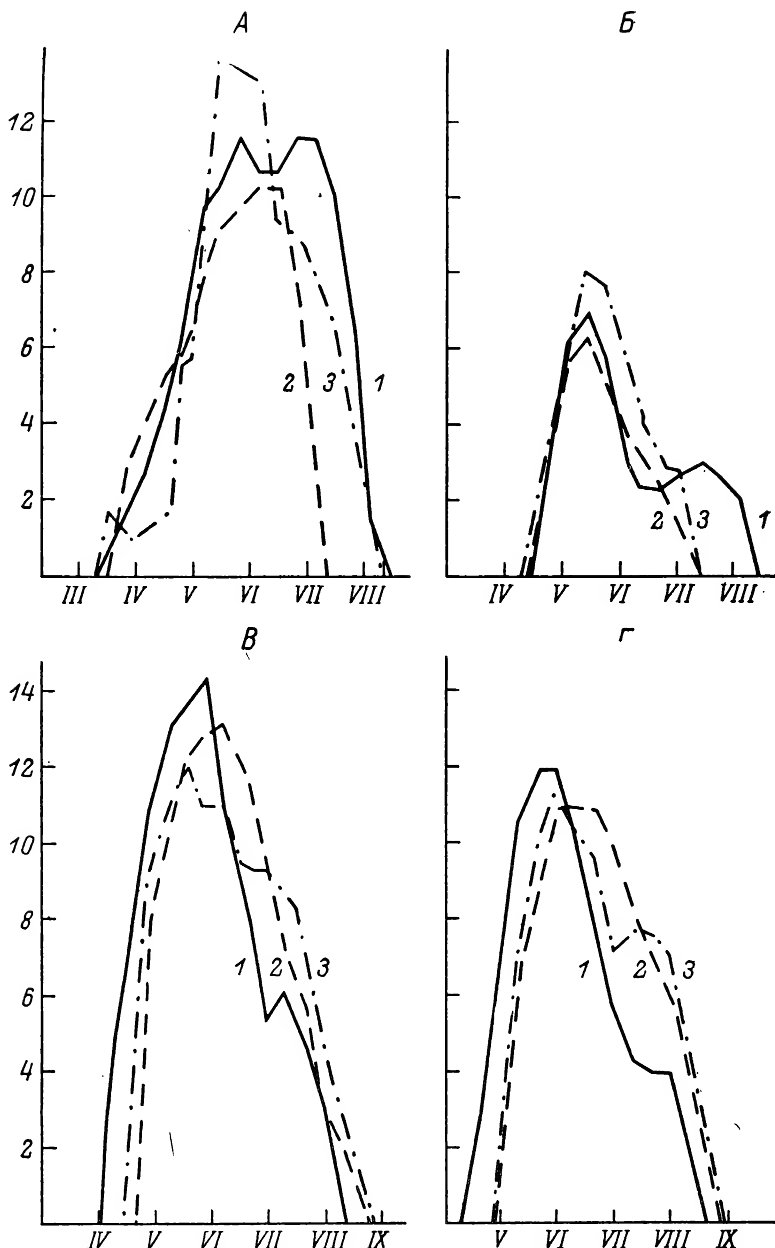
Другим важнейшим показателем сезонного развития сообществ являются их состав по срокам цветения и обусловленная этим аспективность сообществ. На рисунке показана ритмика цветения видов в изученных сообществах за первые три года наблюдений (1978—1980). В травостое степных участков преобладают раннелетние и позднелетние виды, цветение которых приводит к образованию летнего и осеннего максимумов на графиках цветения. Ранне- и поздневесенние виды также многочисленны, но не всегда образуют весенний пик (см. рисунок, *А*; табл. 3).

В умеренно влажный вегетационный период 1978 г. цветение эфемеров было слабым и растянутым, поэтому на кривой цветения весенний максимум в апреле не наблюдали. В мае отмечали резкий подъем цветения — в это время продолжали цвести эфемеры, зацветали *Crepis tectorum* L., *Erysimum diffusum*. Максимальное число цветущих видов отмечалось во второй-третьей декадах июня, когда отцветали раннелетние доминанты сообществ *Festuca valesiaca*, *Stipa borysthenica*, зацветали среднелетние виды *Achillea nobilis*, *Galium ruthenicum* Willd. Цветущее разнотравье придавало степным участкам яркий красочный аспект. В конце июня—июле число цветущих видов сокращается. Цветут среднелетние виды *Hypericum perforatum* L., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub. В августе на кривой цветения наблюдали второй максимум, обусловленный цветением позднелетних и осенних видов: *Artemisia austriaca* Jacq., *A. marschalliana*

ТАБЛИЦА 3

Распределение видов на пойменных лугах и псаммофитной степи по срокам цветения

Группа растений	Луга						Псаммофитная степь	
	низкого уровня		среднего уровня		остепненные			
	число видов	процент	число видов	процент	число видов	процент	число видов	процент
Ранне-весенние	—	—	—	—	—	—	9	16.1
Поздне-весенние	15	27.8	13	25	2	10	5	8.9
Ранне-летние	7	13.0	5	9.6	5	25	15	26.8
Средне-летние	21	38.9	22	42.3	8	40	13	23.2
Поздне-летние	11	20.3	12	23.1	5	25	14	25.0
Всего	54	100	52	100	20	100	56	100



Характер цветения видов в псаммофитных степях (*А*), остепненных лугах (*Б*), на лугах среднего (*В*) и низкого (*Г*) уровней.

По оси ординат — число цветущих видов, *по оси абсцисс* — месяцы. Годы: *1* — 1978, *2* — 1979, *3* — 1980.

Spreng., *Eryngium planum*, *Sedum maximum*. В конце августа—сентябре отцветали полыни, *Seseli tortuosum* L., *Dianthus andrzejowskianus*, большинство видов заканчивало вегетацию, степные участки приобретали соломенно-бурый от обилия ветоши аспект. В октябре—ноябре на общем буро-коричневом фоне зеленели летне-зимне-зеленые виды. В декабре установился снежный покров.

На остепненных прирусловых валах ход цветения можно представить одновершинной кривой (см. рисунок, *Б*). Пик цветения приходится на первую—вторую декады июня, когда цветут поздневесенние и раннелетние виды *Carex praecox*, *Alopecurus pratensis*, *Poa angustifolia*. В отдельные годы поздноцветущие виды (*Silene tatarica* (L.) Pers., *Tanacetum vulgare*) образуют второй небольшой пик цветения.

На сроки цветения видов настоящих пойменных лугов оказывают влияние уровень и продолжительность паводка. С конца марта—начала апреля до середины мая—начала июня луговые растения находятся под водой. Развитие их в этот период резко заторможено, особенно во время максимального подъема воды, когда ее уровень на лугах достигает 150—200 см. Однако некоторые виды зацветают при уровне паводковой воды в 15—20 см над поверхностью почвы.

В конце мая 1978 г., после спада паводковой воды, на лугах среднего уровня большинство видов вегетировало. Цвели *Fritillaria meleagroides*, *Carex melanostachya*, *Eleocharis palustris*, *Ranunculus polyanthemos* L. В июне число цветущих видов резко увеличилось. Зацветали *Symphytum officinale*, *Galium physocarpum* Ledeb., придавая лугу пестрый красочный аспект. На кривой цветения (см. рисунок, *В*) видно, что максимальное число цветущих видов было отмечено в первой декаде июля, когда к цветущим растениям присоединялись *Filipendula ulmaria* и *Thalictrum flavum*. В конце июля число цветущих видов сокращалось, доминирующие среднелетние виды отцветали. В августе наблюдался второй небольшой пик цветения осенних видов (*Cnidium dubium*, *Galatella rossica*, *Gentiana pneumonanthe*).

На лугах низкого и среднего уровней кривые цветения сходны, но на долгопоемных лугах цветение несколько сдвинуто в сторону раннего периода из-за обилия поздневесенних видов. Цветение среднелетнего разнотравья наступает с незначительной задержкой, вызванной более длительным затоплением лугов (см. рисунок, *Г*).

Изменение из года в год метеорологических и гидрологических условий произрастания обусловливает довольно значительные колебания в сезонном развитии сообществ. Засуха в начале лета 1979 г. привела к сближению сроков начала цветения у рано- и поздноцветущих видов псаммофитной степи и сдвигу вершины кривой цветения на первую-вторую декады июля, когда раннелетние виды отцветали, а средне- и позднелетние виды зацветали и цвели. В сырой вегетационный период 1980 г. кривая цветения видов на участках псаммофитных степей имела 2 максимума — небольшой весенний, обусловленный цветением эфемеров в апреле, и летний — в первой-второй декадах июня. Очень большое количество осадков продлило сроки цветения весенних видов, и теплая погода в июне привела к раннему максимуму цветения.

На прирусловых валах максимальное число цветущих видов отмечалось в основном в одни и те же сроки — во второй декаде июня. В засушливом 1984 г. максимум цветущих видов был зарегистрирован в конце мая—начале июня. Возможно, это связано с теплой погодой в мае и отсутствием паводка, задерживающего развитие растений хотя бы на небольшой период.

Исключительно длительные паводки в 1979 и 1980 гг. отразились на цветении раннелетних видов пойменных лугов, у которых развитие шло с задержкой на 7—20 дней по сравнению с предыдущим 1978 г.

Условия произрастания вида могут вызвать различия в сроках зацветания. Замечено, что на разных пробных площадях в зависимости от схода паводковой воды разница в сроках зацветания составляла 2—7 дней. Так, *Alopecurus pratensis* в начале июня 1983 г. на остепненных прирусловых валах находился в стадии созревания семян, а на лугах низкого уровня шли зацветание и цветение. В 1984 г. отсутствие паводка и теплая сухая погода сблизили сроки начала цветения у одних и тех же видов из разных сообществ. *A. pratensis* на настоящих пойменных лугах и прирусловых валах зацвел почти одновременно — в начале мая.

По ритмам развития изучаемые сообщества пойменных лугов близки к лугам Волги (Шенников, 1938), Дона (Кошкина, 1954; Барабаш, 1963, 1968), Днепра (Афанасьев, 1965). Однако у некоторых видов существуют расхождения по характеру перезимовывания, ритмам вегетации и цветения. Так, *Symphytum officinale* в низовьях Дона — летне-зимне-зеленый вид (Кошкина, 1954), на лугах заповедника — летне-зеленый, только в особенно теплый осенний период возможно образование розеток листьев, отмирающих к весне. *Carex praecox*, *Lysimachya nummularia*, *Ranunculus repens* в отличие от донских лугов в пойме р. Хопер зимуют с зелеными листьями и побегами. Цветение *Veronica longifolia*

и *Lythrum virgatum* на хоперских лугах отмечено в первой декаде июля, на донских лугах эти виды цветут в мае.

В условиях заповедного режима отсутствие сенокошения отразилось на развитии некосимых лугов, особенно на начальных этапах (начало вегетации, бутонизации, цветения). Накапливающаяся ветошь тормозит процесс прорастания всходов, особенно в те весенние периоды, когда выпадает мало осадков. На заповедных долгопоемных лугах, где масса ветоши в 1.5—4 раза выше, чем на косимых участках, разрастается поздноцветущее грубостебельное разнотравье первого яруса, сокращается участие мелких раноцветущих видов. На остепненных пойменных лугах прирусловых валов масса ветоши с некосимого участка также велика: в 1984 г. она превышала зеленую массу. Однако участки лугов прирусловых валов оказались наиболее устойчивыми к заповедованию. Сильные весенние потоки воды, выносящие и разрушающие ветошь, жесткий экотопический отбор видов привели лишь к небольшим различиям в относительном обилии отдельных доминирующих видов. Состав феноритмотипов на обоих участках не изменился, но вегетация растений некосимых участков из-за ветоши все же задерживается на 1—2 дня по сравнению с косимым лугом.

В псаммофитной степи возобновление вегетации на косимых и некосимых лугах начинается одновременно.

В целом можно заключить, что во всех изученных травяных сообществах поймы преобладают летне-зеленые виды, вегетирующие с весны до осени. По сочетанию феноритмотипов хоперские долгопоемные луга приближаются к пойменным лугам низкого уровня крупных рек лесостепной зоны. На остепненных вариантах прирусловых валов и в пойменных псаммофитных степях Хоперского заповедника возрастает участие зимне-зеленых и весенне-зеленых видов, что свойственно пойменным лугам степной зоны и псаммофитным степям.

Цветение видов изученных сообществ в основном идет по типу одновершинной кривой с летним максимумом в июне—июле и иногда небольшим осенним пиком в августе—сентябре. На участках пойменных псаммофитных степей в отдельные годы наблюдается весенний максимум цветущих эфемеров и эфемероидов.

Сезонное развитие настоящих пойменных лугов среднего уровня и остепненных лугов зависит от погодных условий, особенно от температурного режима и влажности почвы весной и в начале лета. Чем засушливее год, тем короче период развития сообщества. В засушливых условиях цветение наибольшего числа видов наступает в более ранние сроки, чем в обычный по увлажнению и температуре год. Во влажный год развитие растений более растянуто, период цветения многих видов увеличивается.

Сезонный ритм развития долгопоемных лугов находится в большой зависимости от продолжительности паводка. Чем длительнее период затопления паводковой водой, тем позже развиваются многие рано- и среднецветущие виды, в отличие от них цветение поздноцветущих видов в большей степени зависит от температуры воздуха и количества выпавших осадков, чем от паводка.

На некосимых лугах накопленная ветошь задерживает возобновление вегетации и отрастание побегов у растений на 1—3 дня по сравнению с косимыми лугами.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьев Д. Я. Пойменные луга Днепра (их геоботаническая характеристика и сравнение с лугами основных днепровских притоков и крупных рек Дона и Волги); Автореф. дис. . . . докт. биол. наук, Киев, 1965. 36 с. — *Барабаш Г. И.* Фенология заливных лугов Дона по наблюдениям в Хохольском районе Воронежской области. — Изв. Воронеж. отд. Всесоюз. бот. об-ва, 1963, с. 21—23. — *Барабаш Г. И.* О ритмах развития луговой растительности поймы среднего Дона. — Науч. зап. Воронеж. отд-ния Всесоюз. бот. об-ва. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1968, вып. 3, с. 12—16. — *Барабаш Г. И.* Фенология луговых сообществ заповедника «Галичья гора». — В кн.: Исследование растительного и животного мира заповедника «Галичья гора». Воронеж: Изд-во ВГУ, 1982, с. 9—12. — *Бейдеман И. Н.* Изучение фенологии растений. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 333—366. — *Борисова И. В.* Сезонная динамика растительного сообщества. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 4. М.; Л.: Наука, 1972, с. 5—94. — *Борисова-Гуленкова М. А.* Ритм сезон-

ного развития растений луговой степи. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 65, № 6, с. 78—91. — *Горбачев Б. Н.*, *Луценко А. И.* Изменение растительности поймы нижнего Дона в зависимости от паводков. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 7, с. 1026—1029. — *Гуричева Н. П.*, *Рачковская Е. И.* Псаммофитные и гемипсаммофитные варианты степной растительности в среднем течении Сары-Су. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, Геоботаника, 1965, вып. 17, с. 181—199. — *Жмылова В. С.* Фенология травянистых растений, деревьев и кустарников Центрально-Черноземного заповедника (по многолетним наблюдениям 1939—1969 гг.): Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповед., 1979, № 12, с. 229—426. — *Кошкина Е. Ф.* Ритм развития луговой растительности низовий Дона. — Учен. зап. Моc. гос. пед. ин-та, 1954, т. 37, № 2, с. 91—124. — *Луценко А. И.*, *Доценко В. Н.*, *Магомедова А. Н.* Изменение растительности поймы Нижнего Дона в зависимости от паводков. — В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир, 1968, с. 112—113. — *Покровская В. М.* Стрелецкая степь в аспективных картинах. — Тр. Центр.-Черноземн. заповед., 1940, вып. 1, с. 162—212. — *Прозоровский Н. А.* Изменение растительности Стрелецкой степи при отсутствии пастьбы скота и сенокошения: Тр. Центр.-Черноземн. заповед., 1940, вып. 1, с. 162—212. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Изменение ритмики развития степных и луговых сообществ в зависимости от разных режимов их использования. — В кн.: Проблемы ботаники. Т. 6. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 399—409. — *Титов Ю. В.*, *Нескрябина Е. С.* Влияние весенних паводков на динамику степной растительности в пойме р. Хопер. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 10, с. 1385—1390. — *Титов Ю. В.*, *Нескрябина Е. С.*, *Друзина В. Д.* Реакция травяных сообществ поймы р. Хопер на природные и антропогенные факторы. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 5, с. 534—545. — *Шенников А. П.* Луговая растительность СССР. — В кн.: Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, т. 1, с. 429—647.

Хоперский государственный заповедник. Получено 11 XI 1984.

УДК 582.26 (575.2) Бот. журн., т. 71, № 9

А. А. Кулумбаева

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ФИТОПЛАНКТОНЕ КИРГИЗСКИХ ОЗЕР ИССЫК-КУЛЬ И СОНГКЁЛЬ

A. A. KULUMBAEVA. NEW DATA ON PHYTOPLANKTON OF KIRGIZIAN LAKES ISSYK-KUL AND SONGKEL

По результатам исследования фитопланктона двух озер Киргизии — Иссык-Куль и Сонгкёль («Инструкция . . .», 1975), обнаружен 381 таксон водорослей различного ранга. Даны характеристика видового состава фитопланктона, экология водорослей и максимальная численность массовых видов.

Работ, посвященных изучению флоры водорослей озер Киргизии, мало. Наиболее изученным является оз. Иссык-Куль, исследования водных биоценозов которого проводит Биологическая станция Института биологии АН Киргизской ССР. Довольно полные сведения имеются о видовом составе водорослей северного побережья Иссык-Куля (Мамбеталиева, 1960, 1963а, б), о фитопланктоне (Киселев, 1932; Кулумбаева, 1982), водорослях Тюпского залива (Матюкова, 1958, 1961; Кулумбаева, 1976; Никулина, 1977). Некоторые данные о водорослях оз. Сонгкёль содержатся в работе А. М. Музафарова (1958).

В настоящем сообщении излагаются результаты исследований фитопланктона двух крупнейших озер Киргизии — Иссык-Куль и Сонгкёль. Фитопланктон оз. Иссык-Куль изучали в 1972—1975 гг. путем ежемесячных сборов планктона в течение года. На оз. Сонгкёль исследования проводили в 1976—1981 гг. в период открытой воды (июнь—сентябрь) 1—2 раза в месяц. Материал брали и обрабатывали по общепринятым методикам. При изучении фитопланктона учитывали все встреченные в толще воды виды водорослей.

Оз. Иссык-Куль — одно из величайших и глубоководных озер мира, расположено в северо-восточной части республики на высоте 1608 м над ур. м. Озеро тектонического происхождения и имеет следующие морфометрические характеристики: длина 178, ширина 60.1 км, площадь 6236 км^2, объем водной массы 1738 км^3, максимальная глубина 668, средняя — 278.4 м, прозрачность до 27 м, pH 8.7 (Букин, 1972; Кодяев, 1973). Оз. Сонгкёль — крупнейший

водоем Внутреннего Тянь-Шаня — расположено на высоте 3016 м над ур. м. Длина его 28.3, ширина 16.8 км, площадь 273.3 км², объем 2.56 км³, максимальная глубина 13.2, средняя — 9 м, прозрачность до 7 м, pH 6 (Букин, 1977).

Исследованные озера характеризуются слабой изрезанностью береговой линии, чрезвычайно большой динамикой водных масс, значительным содержанием растворенного в воде кислорода в течение года, бедностью биогенными элементами. Характерной особенностью оз. Иссык-Куль является то, что, несмотря на большую высоту над уровнем моря, вода в нем никогда не замерзает. Максимальная температура воды в открытой части озера равна 20, в заливах достигает 25, средняя годовая температура воздуха в котловине +6—7 °С. Оз. Сонгкёль покрыто льдом с сентября—октября по май—июнь, вода прогревается в пелагиали до 17, на мелководье до 22, средняя годовая температура воздуха отрицательная —3.5 °С. По минерализации Иссык-Куль относится к внутриматериковым, солоноватым водоемам с суммой солей 5.9 г/л. Сонгкёль в отличие от Иссык-Куля водоем проточный, пресный, общая минерализация воды 379.6 мг/л.

В составе водорослей планктона озер Иссык-Куль и Сонгкёль обнаружен 381 таксон, включающий виды, разновидности и формы, которые в систематическом отношении распределяются следующим образом: *Cyanophyta* — 67, *Chrysophyta* — 9, *Bacillariophyta* — 199, *Dinophyta* — 13, *Cryptophyta* — 1, *Chlorophyta* — 92. Из них на долю истинно планктонных приходится 56 %, остальные — случайно планктонные формы, встреченные преимущественно в планктоне литорали озер. Большинство обнаруженных водорослей — это широко распространенные виды. Из общего числа найденных видов и форм водорослей мезогалобы, встреченные только в Иссык-Куле, составляют 3.9 %, подавляющее число видов олигогалобы, среди которых преобладают индифференты (более 50 %).

Наибольшее видовое разнообразие принадлежит диатомовым водорослям *Bacillariophyta* (табл. 1). Это преимущественно обитатели дна и обрастаний из класса *Pennatophyceae*, которые особенно разнообразны в заливах и прибрежных районах озер, в планктоне пелагиали они не обнаружены. Пелагический комплекс фитопланктона состоит в основном из представителей класса *Centrophyceae*. Из них наибольшим числом видов представлен род *Cyclotella*. Так, в оз. Иссык-Куль массовыми в пелагиали являются *Cyclotella caspia*, в заливах — *C. meneghiniana*. В оз. Сонгкёль эти виды не обнаружены и доминируют *Cyclotella* sp. и *Synedra ulna* var. *danica*. Подавляющее число диатомовых относится к двум порядкам класса *Pennatophyceae*, характерным для бентоса. Порядок *Araphinales* в исследованных озерах представлен родами *Diatoma*, *Synedra*, *Fragilaria*. Из порядка *Raphinales* преобладают представители двух подпорядков: *Diraphineae* (роды *Cymbella*, *Gomphonema*, *Navicula*, *Amphora*) и *Aulonoraphineae* (род *Nitzschia*).

ТАБЛИЦА 1

Таксономическое разнообразие водорослей планктона исследованных озер (цифры — число таксонов)

Отдел	Оз. Иссык-Куль			Оз. Сонгкёль		
	родов	видов и форм		родов	видов и форм	
		абсолютное	процент		абсолютное	процент
Cyanophyta	15	64	20.9	13	32	18.5
Chrysophyta	2	7	2.3	2	4	2.3
Bacillariophyta	40	156 (19)	51.0	22	84 (21)	48.5
Dinophyta	4	10	3.3	3	5	2.9
Cryptophyta	1	1	0.3	—	—	—
Chlorophyta	25	68	22.2	27	48	27.8
Всего . . .	87	306	100.0	67	173	100.0

Примечание. В скобках указано число видов, обнаруженных в пелагиали озер.

Следует обратить внимание на то, что в озерах Иссык-Куль и Сонгкёль отсутствуют или встречаются единично такие представители диатомовых водорослей, как *Asterionella formosa* Hass., *Aulacosira granulata* (Ehr.) Simonsen, *A. distans* (Ehr.) Simonsen, *A. islandica* (O. Müll.) Simonsen, *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., а также виды рода *Stephanodiscus*, широко распространенные и во многом определяющие облик фитопланктона в различных водоемах земного шара.

Отдел зеленых водорослей *Chlorophyta* по видовому разнообразию занимает второе место. Из обнаруженных 4 классов отдела важное значение во флоре озер имеет класс *Chlorococcophyceae*, в основном это истинно планктонные формы порядка *Chlorococcales*. Из них наибольшим числом видовых и внутривидовых таксонов представлен род *Oocystis* (в оз. Иссык-Куль 12, в оз. Сонгкёль 6 видов и форм). В оз. Сонгкёль хлорококковые менее разнообразны и обильны, чем в Иссык-Куле. В обоих озерах к числу массовых относятся *Dictyosphaerium pulchellum* и *Sphaerocystis schroeteri*. Помимо этих видов, в Иссык-Куле в массе развиваются виды рода *Oocystis*, а в Сонгкёле — виды родов *Pediastrum* и *Scenedesmus* (табл. 2). Класс *Ulotrichophyceae* занимает особое место в фитопланктоне Тюпского залива оз. Иссык-Куль: единственный представитель порядка *Ulotrichales* — вид *Binuclearia lauterbornii* — доминирует в планктоне залива, но в других участках озера он не обнаружен. Класс *Conjugatophyceae* представлен 2 порядками. К порядку *Desmidiales* принадлежит небольшое число видов — в основном из рода *Cosmarium*. Наибольшего развития они достигают в июле—августе при максимальном прогреве воды в планктоне литорали Сонгкёля, а в Иссык-Куле — только в несколько опресненных затонах Тюпского залива. Представители порядка *Zygnematales* значительное развитие обнаруживают лишь в отдельные отрезки времени в фитопланктоне восточной мелководной зоны оз. Сонгкёль. Класс *Volvocophyceae* представлен порядком *Chlamydomonadales*, из которого выявлено по одному роду в летнем планктоне прибрежных участков обоих озер.

Синезеленые водоросли (*Cyanophyta*) во флоре озер существуют преимущественно в виде планктонных форм порядка *Chroococcales*. Наиболее разнообразны и обильны они в фитопланктоне оз. Иссык-Куль, достигая максимального развития в конце мая. В фитопланктоне исследованных озер доминируют виды родов *Merismopedia*, представленного 5 видами, и *Gloeocapsa*, включающего 7 видов и форм. Большое разнообразие видов класса *Hormogonophyceae* отмечается у рода *Oscillatoria*: в Иссык-Куле 12, в Сонгкёле 6 видов и форм, встречающихся единичными экземплярами в планктоне прибрежных районов. Лишь в оз. Сонгкёль регистрируется значительное развитие в летнее время *O. brevis*. Важную роль в фитопланктоне обоих озер играет род *Lyngbya*, из которого в массе развиваются 2 вида (см. табл. 2).

Рассматривая видовой состав синезеленых водорослей, необходимо отметить, что в исследованных озерах отсутствуют такие широко распространенные виды, как *Anabaena lemmermannii* P. Richt., *A. flos-aquae* (Lyngb.) Bréb., *A. scheremetievii* Elenk., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, а также виды родов *Gloeotrichia* и *Microcystis*, образующие цветение воды в водоемах различного типа. В очень незначительных количествах в прибрежных водах озер отмечаются лишь виды рода *Microcystis*. Следует отметить, что цветение воды, вызванное синезелеными водорослями, в данных озерах не наблюдается.

Состав золотистых водорослей *Chrysophyta* в исследованных водоемах беден, представлены они исключительно планктонными формами класса *Chrysomonadophyceae*. В оз. Иссык-Куль постоянно, но в небольших количествах отмечается представитель порядка *Chromulinadales* — вид *Kephyrion spirale*. Из порядка *Ochromonadales* зарегистрированы 5 видов рода *Dinobryon*, из которых массового развития в планктоне оз. Сонгкёль достигает вид *Dinobryon divergens*. Не найдены в планктоне озер виды рода *Mallomonas*, широко распространенные во многих водоемах мира.

Столь же немногочисленны по числу видов и динофитовые водоросли *Dinophyta*. Значение динофитовых в планктоне оз. Иссык-Куль невелико, массовое развитие в Рыбачинском заливе обнаруживает лишь вид *Peridinium cinctum*. В связи с увеличением в последние годы стока биогенных веществ с водосборной

ТАБЛИЦА 2

Массовые виды фитопланктона исследованных озер и их максимальная численность (тыс. кл/л)

Вид	Иссык-Куль	Сонгкёль
Cyanophyta		
Merismopedia tenuissima Lemm.	3424	+
M. punctata Meyen	3850	+
M. glauca (Ehr.) Näg.	6838	+
M. elegans A. Br.	186	1104
Synechocystis aquatilis Sauv.	+	478
Gloeocapsa turgida (Kütz.) Hollerb. emend. f. *turgida*	+	751
G. minuta (Kütz.) Hollerb. ampl. f. *minuta*	+	122
G. minor (Kütz.) Hollerb. f. *minor*	998	2689
G. minor f. *dispersa* (Keissl.) Hollerb.	213	+
G. minima (Keissl.) Hollerb. ampl.	524	—
Gomphosphaeria lacustris f. *compacta* (Lemm.) Elenk.	+	426
Lyngbya contorta Lemm.	136	—
L. limnetica Lemm. f. *limnetica*	—	215
Oscillatoria brevis (Kütz.) Gom. f. *brevis*	—	121
Chrysophyta		
Kephyrion spirale (Lack.) Conr.	+	242
Dinobryon divergens Imh. var. *divergens*	—	1239
Bacillariophyta		
Cyclotella caspia Grun.	237	—
C. meneghiniana Kütz.	558	—
Cyclotella sp.*	—	3697
Synedra ulna var. *danica* Kütz.	+	2884
Chlorophyta		
Oocystis borgei Snow var. *borgei*	+	105
O. submarina Lagerh.	223	+
O. pelagica Lemm.	148	—
O. parva W. et G. S. West.	193	—
O. issykkulica Kulumb.**	413	—
Dictyosphaerium pulchellum Wood var. *pulchellum*	943	722
Sphaerocystis schroeteri Chod.	230	119
Pediastrum boryanum (Turp.) Menegh.	—	217
Scenedesmus bijugatus (Turp.) Kütz. var. *bijugatus*	+	243
Binuclearia lauterbornii (Schmidle) Pr.-Lavr.	1721	—
Dinophyta		
Peridinium pusillum (Penard.) Lemm.	—	17993
P. cinctum (O. F. M.) Ehr.	1268	203
Ceratium hirundinella (O. F. M.) Bergh.	—	1053

Примечание. Знак «плюс» — вид найден (при незначительной численности), знак «минус» — вид не обнаружен. Одной звездочкой отмечен новый вид, который будет описан позднее; двумя — новый вид, описанный из оз. Иссык-Куль (Кулумбаева, 1976).

площади в оз. Сонгкёль наблюдаются сукцессионные процессы. В 1979 г. было отмечено красное цветение воды озера, вызванное массовым развитием вида *Peridinium pusillum*. Отчетливо прослеживается увеличение роли *Ceratium hirundinella*, который в 1981 г. стал абсолютным доминантом в фитопланктоне оз. Сонгкёль.

Отдел криптофитовых *Cryptophyta* представлен только одним видом *Cryptomonas salina* Wisl., обильно развивающимся в летний период в фитопланктоне прибрежных районов оз. Иссык-Куль.

Таким образом, альгофлора двух крупнейших озер Киргизии довольно разнородна по своему составу. В исследованных водоемах обнаружены 98 (23 %), а из числа массовых — 5 (1.3 %) общих видов и форм. Для оценки степени сходства видового состава водорослей мы высчитали коэффициент общности по Серенсену. Как и следовало ожидать, степень сходства видового состава

фитопланктона между Иссык-Кулем и Сонгкёлем невысока — 40 %. Сходство флор определяется лимнологическим подобием водоемов, исследованные же озера по своим климатическим, гидрологическим и физико-химическим условиям среды во многом отличаются друг от друга. Основная масса фитопланктона в Иссык-Куле и Сонгкёле представлена наннопланктонными видами водорослей. Подобное явление свойственно ряду альпийских и арктических озер, что рассматривается как приспособление к низким концентрациям питательных веществ в водоеме (Гецен, 1973).

Рассматривая флористический состав фитопланктона озер Иссык-Куль и Сонгкёль, необходимо отметить, что в доминирующем комплексе водорослей отсутствуют или встречаются единичнс многие широко распространенные и характерные для большинства водоемов мира виды синезеленых, золотистых, диатомовых и эвгленовых водорослей. Такое обеднение состава альгофлоры отмечается также и в высокоширотных водоемах, что объясняется влиянием климатических факторов.

Следует также сказать, что цветение воды оз. Сонгкёль и повышение численности такого, например, крупного вида, как *Ceratium hirundinella*, характеризующегося крупными клетками, а следовательно, уменьшение роли наннопланктонных видов являются результатом антропогенного воздействия и отмечаются на ряде водоемов в процессе их эвтрофирования.

ЛИТЕРАТУРА

Букин В. М. Сравнительный анализ морфометрических характеристик озера Иссык-Куль. — Изв. АН КиргССР, 1972, № 5, с. 53—56. — *Букин В. М.* Морфометрия и морфология озера Сон-Куль. — Изв. АН КиргССР, 1977, № 4, с. 78—83. — *Гецен М. В.* Водоросли бассейна Печоры. Состав и распространение. Л.: Наука, 1973. 148 с. — *Инструкция* по русской передаче географических названий Киргизской ССР. М.: ГУГК, 1975, с. 6. — *Киселев И. А.* Данные о фитопланктоне озера Иссык-Куль. — Зап. Гос. гидрол. ин-та, 1932, т. 7, с. 65—94. — *Кодяев Г. В.* Морфометрическая характеристика Иссык-Куля. — Изв. ВГО, 1973, т. 105, вып. 4, с. 362—365. — *Кулумбаева А. А.* Новый вид из рода *Oocystis* Näg. (*Chlorophyta*). — В кн.: Нов. сист. низш. раст., 1976, т. 13, с. 25—28. — *Кулумбаева А. А.* Фитопланктон озера Иссык-Куль. Фрунзе: Илим, 1982. 107 с. — *Мамбеталиева С.* К флоре водорослей северного прибрежья озера Иссык-Куль. — Изв. АН КиргССР, сер. биол. наук, 1960, т. 2, вып. 3, с. 81—90. — *Мамбеталиева С.* Список водорослей северного прибрежья озера Иссык-Куль. — В кн.: Сборник работ по микологии и альгологии. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1963а, с. 93—128. — *Мамбеталиева С.* Флора водорослей северного прибрежья оз. Иссык-Куль и ее значение в питании рыб.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ташкент, 1963б. 17 с. — *Матюкова Т. Г.* Харовые водоросли оз. Иссык-Куль. — Учен. зап. биол.-почв. фак. Кирг. гос. ун-та, 1958, вып. 7, с. 131. — *Матюкова Т. Г.* Материалы к экологии диатомовых водорослей оз. Иссык-Куль. — В кн.: Мат. к XX науч. конф. проф.-преп. состава Кирг. гос. ун-та, секц. биол. наук, 1961, с. 43. — *Музафаров А. М.* Флора водорослей горных водоемов Средней Азии. Ташкент: Наука, 1958, с. 61—62. — *Никулина В. Н.* Фитопланктон и фитообрастания р. Тюп и Тюпского залива озера Иссык-Куль. — В кн.: Гидробиол. исслед. на р. Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Л.: Наука, 1977, с. 31—41.

Институт биологии АН КиргССР,
Фрунзе.

Получено 22 VII 1985.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 56 (116) (57)

В. А. Самылина, И. Н. Сребродольская

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *PHOENICOPSIS* ИЗ МЕЗОЗОЯ АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ СССР

V. A. SAMYLINA, I. N. SREBRODOLSKAYA. NEW SPECIES OF THE GENUS *PHOENICOPSIS* FROM THE MESOZOIC OF THE ASIATIC PART OF THE USSR

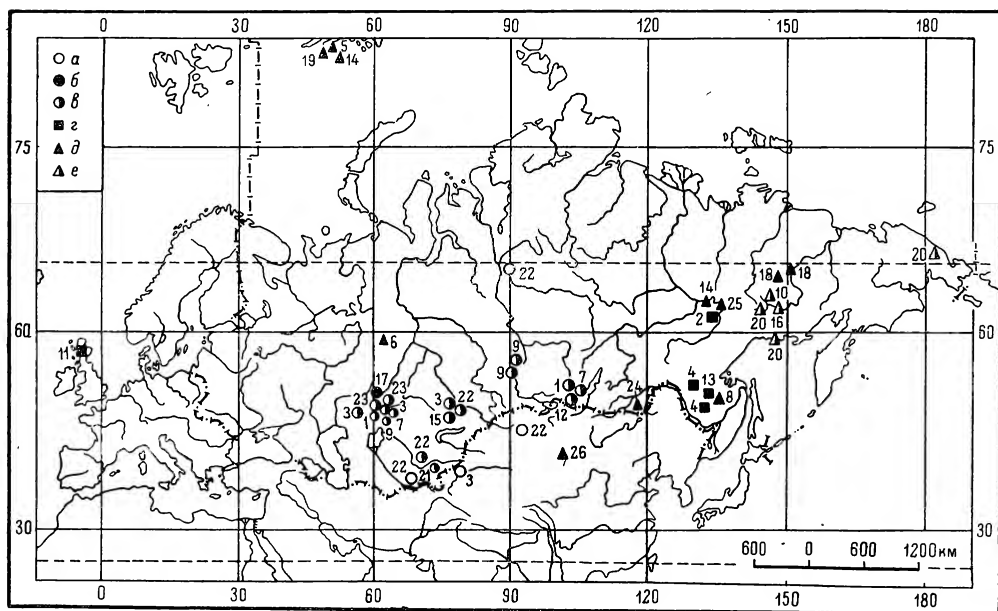
Описаны два новых вида рода *Phoenicopsis*: *Ph. suluktensis* из угольного месторождения Сулюкта в Южной Фергане и *Ph. urtujensis* из Приаргунья (Юго-Восточное Забайкалье). В настоящее время в составе рода *Phoenicopsis* насчитывается 25 видов, для которых известно строение эпидермы листьев. Приведена карта их распространения.

Представители вымершего рода *Phoenicopsis* (класс *Czekanowskiopsida*) играли весьма заметную роль во флорогенезе Сибирской палеофлористической области и Среднеазиатской провинции Индо-Европейской палеофлористической области, особенно в юре и раннем мелу. Систематика рода базируется преимущественно на признаках строения эпидермы листьев. По данным на 1970 г. (Самылина, 1972), в составе рода *Phoenicopsis* насчитывалось 19 видов, для которых было известно строение эпидермы листьев. Естественно, что по мере накопления и изучения материала число видов, входивших в состав рода *Phoenicopsis*, возрастает. За время, прошедшее с 1970 г., с территории Евразии описаны новые виды: *Phoenicopsis burejensis* (Krassil.) Samyl. comb. nov. (=*Stephenophyllum burejense* Krassil., Красилов, 1972, Мезозойская флора реки Буреи, с. 78), *Ph. glabra* Samyl. и *Ph. papulosa* Samyl. (Самылина, 1983). К новому же виду, очевидно, относятся пучки листьев из местонахождения Бон-Цаган в Монголии, описанные В. А. Красиловым (Krassilov, 1982) под названием *Ph. angustifolia* Heer.[1] В настоящее время вместе с описанными в данной статье двумя новыми видами в состав рода *Phoenicopsis* входят 25 видов и одна форма по листьям, у которых изучено строение эпидермы.

Кроме того, стали известны новые местонахождения ранее описанных видов. Недавно появилось описание *Ph. gunnii* Sew. из нового местонахождения в Шотландии (Van der Burgh, Van Konijnenburg—van Cittert, 1984). В 1984 г. Т. Горохова из ряда местонахождений средней юры буроугольного месторождения Кызыл-Тал (Тургайская обл. КазССР)) определила листья *Ph. angustifolia* Heer, *Ph. enissejensis* Samyl., *Ph. asiatica* Samyl., *Ph. dentata* Pryn., *Ph. taschkessiensis* Krasser f. *latifolia* Samyl. et Abilaev. Интересно, что новые находки ранее известных видов встретились в тех же стратиграфических диапазонах, что и первоописанные. Это лишний раз подтверждает, что виды рода *Phoenicopsis*, выделенные по признакам строения эпидермы листьев, близки к естественным и могут быть использованы для целей стратиграфии.

На рисунке обозначены районы распространения рода *Phoenicopsis* в Евразии с учетом упомянутых выше новых данных. На карте не показаны районы, где находки *Phoenicopsis* вполне достоверны, но представлены лишь отпечатками листьев, и соответственно строение их эпидермы осталось неизвестным. Стоит обратить внимание на самые ранние из таких находок, так как они уточ-

[1] От типовых образцов *Ph. angustifolia* эти листья отличаются меньшей шириной, а также признаками строения эпидермы — отсутствием трихомных образований, меньшей шириной устьичных полос и др.



Распространение рода *Phoenicopsis* в Евразии (данные по листьям, для которых известно строение эпидермы).

а — нерасчлененные нижне- и среднеюрские отложения, *б* — нижнеюрские отложения, *в* — среднеюрские отложения, *г* — верхнеюрские отложения, *д* — нижнемеловые отложения, *е* — верхнемеловые отложения. *1 — Ph. angustifolia, 2 — Ph. aldanensis, 3 — Ph. asiatica, 4 — Ph. burejensis, 5 — Ph. crookallii, 6 — Ph. densinervis, 7 — Ph. dentata, 8 — Ph. doludenkoae, 9 — Ph. enissejensis, 10 — Ph. glabra, 11 — Ph. gunnii, 12 — Ph. irkutensis, 13 — Ph. lebedevii, 14 — Ph. mirabilis, 15 — Ph. orlovskajae, 16 — Ph. papulosa, 17 — Ph. rudinervis, 18 — Ph. silapensis, 19 — Ph. solmsii, 20 — Ph. steenstrupii, 21 — Ph. suluktensis, 22 — Ph. taschkessiensis, 23 — Ph. taschkessiensis* f. *latifolia, 24 — Ph. urtujensis, 25 — Ph. vassilevskiana, 26 — Phoenicopsis* sp. (=*Ph. angustifolia*: Krassilov, 1982).

няют верхнюю возрастную границу существования рода. В результате исследования позднемеловых флор Северо-Восточной Азии в последнее десятилетие оказалось, что род *Phoenicopsis* в этом регионе существовал по ранний кампан включительно (Лебедев, 1983). Таким образом, по современным данным, время существования рода соответствует интервалу от позднего триаса по ранний кампан.

Из описанных здесь новых видов рода *Phoenicopsis* один — *Ph. suluktensis* — происходит из среднеюрских отложений Средней Азии (Южная Фергана), другой — *Ph. urtujensis* — из нижнемеловых отложений Юго-Восточного Забайкалья (Приаргунье). Листья *Ph. suluktensis* найдены на угольном месторождении Сулюкта (сборы В. А. Самылиной, 1972 г.) в отвалах пород, сопровождающих угольные пласты рабочей мощности. Фитолеймы *Phoenicopsis* переполняют пачку пород, состоящую из чередующихся тонких прослоев алевролита и мелкозернистого песчаника. На некоторых плоскостях наслоения листья сохранились в виде отпечатков, покрытых фитолеймой. Один из таких отпечатков принят за голотип (табл. I, *1*). Вместе с листьями *Phoenicopsis* другие растительные остатки не обнаружены. Очевидно, деревья *Ph. suluktensis* образовывали монодоминантные леса.

Отпечатки небольших характерных листьев *Ph. urtujensis* в Приаргунье довольно часты. Они встречены в кернах 15 скважин Дуроевского и Абагайтуевского прогибов (сборы И. Н. Сребродольской и Л. Н. Якобсон, 1978 г.). Однако только в Дуроевском прогибе вместе с отпечатками сохранились фитолеймы, позволившие приготовить препараты кутикулы. Вместе с листьями *Ph. urtujensis* встречаются редкие обрывки листьев папоротников рода *Coniopteris*, чекановскиевые *Czekanowskia* ex gr. *rigida* Heer, *Leptostrobus* ex gr. *laxiflora* Heer, хвойные — разные виды рода *Pityophyllum*, *Pagiophyllum* sp., *Pityocladus dahuricus* Pryn., семенные чешуи *Schizolepis*, *Pityolepis*, *Pityospermum*, мелкие семена *Carpolithes*. По-видимому, в Приаргунье *Ph. urtujensis* входил в состав лесов, в которых доминировали хвойные при участии чекановскиевых.

Ниже приведены описания двух новых видов рода *Phoenicopsis*. Коллекция хранится в Ленинграде, в ЦНИГР музее им. Ф. Н. Чернышева, № 12 393. Фотографии отпечатков листьев изготовлены Г. И. Пустыниной (ВСЕГЕИ) и Г. И. Петровой (БИН АН СССР), Петровой же сделаны микрофотографии на световом микроскопе. Микрографии на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) JSM-35 выполнены в БИН АН СССР Н. В. Ченцовой. Всем им авторы выражают свою благодарность.

Род *Phoenicopsis* Heer, 1876

Подрод *Phoenicopsis*

Phoenicopsis suluktensis Samyl. sp. nov.

(табл. I, *1—9*)

Голотип. ЦНИГР музей им. Ф. Н. Чернышева, Ленинград, обр. 1/12 393, Средняя Азия, Южная Фергана, угольное месторождение Сулюкта; средняя юра, самаркандская свита.

Описание. Листья 3—4 мм в шир., более 9 см в дл.; на ширину листа приходится 8—10 жилок. В пучок входят 5—6 листьев.

Листья гипостоматные. Верхняя эпидерма сложена удлиненными клетками, располагающимися правильными рядами. Многие из клеток верхней эпидермы несут крупные округлые бородавочки, не всегда, однако, четко выраженные.

Нижняя эпидерма состоит из чередующихся безустьичных и устьичных полос. Безустьичные полосы сложены удлиненными узкими клетками, образующими правильные ряды. Устьичные полосы довольно узкие — на их ширину приходятся 2—3 (редко 4) устьица. Устьица в пределах полосы имеют тенденцию располагаться рядами. Замыкающие клетки устьиц окружены 4—6 побочными клетками, 2 из которых обычно полярные. Полярные побочные клетки чаще короткие, более или менее прямоугольные, нередко разновеликие, а боковые побочные клетки часто несимметричные, из-за чего внешний контур устьичных комплексов обычно неправильный. Побочные клетки устьиц несут по крупной пузыревидной папилле, которые смыкаются над входом в устьичную ямку. Примерные размеры устьичных комплексов $69—86 \times 31—45$ мкм.

На некоторых участках листа единичные устьица встречаются в пределах безустьичных полос, иногда они собраны в короткие цепочки из 2—4 устьиц.

Основные клетки эпидермы в пределах устьичных полос представлены всеми разновидностями коротких клеток — треугольными, прямо- и косоугольными. Изодиаметрические клетки среди них редки. Почти все они несут по хорошо выраженной пузыревидной папилле.

Стенки всех основных клеток эпидермы или прямые, или слабо выпуклые (вогнутые), ровные (т. е. без каких-либо утолщений), углы между ними закругленные.

Из-за сильно развитой папиллозности клеток устьичных полос при исследовании с помощью светового микроскопа устьица и форма клеток нижней эпидермы плохо различимы. Эти признаки описаны по данным, полученным на СЭМ.

Замечания. По морфологическим признакам листья *Ph. suluktensis* относятся к группе видов *Ph. angustifolia*, т. е. узколистным формам. Сколько-нибудь выразительных морфологических признаков они не имеют.

От известных к настоящему времени видов рода *Phoenicopsis*, для которых изучено строение эпидермы листьев, *Ph. suluktensis* отличается сильно развитой папиллозностью побочных клеток устьиц и основных клеток эпидермы в пределах устьичных полос. При этом устьичные комплексы маскируются и становятся плохо различимыми. По остальным эпидермальным признакам *Ph. suluktensis* ближе всего к типовому виду рода — *Ph. angustifolia*. Их сближают узкие устьичные полосы и обычно неправильные контуры устьичных комплексов. В качестве отличительных признаков *Ph. angustifolia*, кроме сравнительно слабо развитых трихомных образований, следует назвать наличие в пре-

делах устьичных полос большого числа более или менее изодиаметрических клеток.

Местонахождение. См. голотип.

Подрод *Culgoweria*

Phoenicopsis urtujensis Samyl. et Srebrod. sp. nov.

(табл. II, *1—12*)

Голотип. ЦНИГР музей им. Ф. Н. Чернышева, Ленинград, обр. 2/12 393, Юго-Восточное Забайкалье, Приаргунье, Дуроевский прогиб, скв. 7002, гл. 388 м; нижний мел.

Описание. Листья небольшие, узкие и короткие, 1.5—2, редко 2.5 мм в ширину при длине 3—6 см, с плавно закругленной верхушкой; на ширину листа приходится 4 рельефные жилки. В пучке обычно 6—8 листьев.

Листья амфистоматные. Топография эпидермы на обеих поверхностях листа одинакова: устьица расположены прерывистыми рядами, находящимися примерно на равном расстоянии друг от друга. На нижней эпидерме обычно 5—7 рядов устьиц, на верхней — 4—5. В ряду устьица расположены неравномерно, в целом довольно редко. Смежные устьица редки.

Замыкающие клетки устьиц окружены 4—6 побочными клетками, 2 из которых обычно полярные. Побочные клетки, как правило, кутинизированы более сильно, чем окружающие их основные клетки эпидермы. Побочные клетки устьиц преимущественно короткие, а общие контуры устьичных комплексов от овальных до широкоовальных. Побочные клетки устьиц (все или только боковые) несут по небольшой проксимальной папилле, которые прикрывают вход в устьичную ямку, так что замыкающие клетки сверху обычно не видны. Примерные размеры устьичных комплексов 60—72×40—52 мкм.

Основные клетки эпидермы в устьичных рядах преимущественно короткие, в том числе и изодиаметрические; встречаются и сплюснутые клетки.

Безустьичные полосы, разделяющие устьичные ряды, состоят из удлиненных клеток, собранных в ряды; на ширину полосы приходятся 3—7 рядов.

Стенки основных клеток эпидермы слабовыпуклые (вогнутые), реже — прямые, осложнены мелкой извилистостью, образованной за счет неравномерной толщины клеток. Иногда извилистость выражена очень слабо и нечетко. Углы между клеточными стенками закругленные. Многие основные клетки эпидермы несут округлую бородавочку или плоскую папиллу.

Замечания. *Ph. urtujensis* относится к немногим видам этого рода, которые имеют своеобразные морфологические признаки, позволяющие при хорошей сохранности материала легко отличать этот вид от других. До сих пор *Phoenicopsis* с короткими и очень узкими листьями не были известны, хотя по отдельности эти признаки присущи ряду видов рода. Короткие листья характерны для *Ph. orlovskajae* Samyl., *Ph. parva* Vassilevsk., *Ph. rudinervis* Vladimir., *Ph. vassilevskiana* Samyl., но все они шире (некоторые — почти вдвое) листьев *Ph. urtujensis*. Для части этих видов известно строение эпидермы листьев. Листья *Ph. orlovskajae* и *Ph. rudinervis* относятся к подроду *Windwardia*, т. е. являются амфистоматными, с устьицами, собранными в полосы на нижней поверхности. Листья *Ph. vassilevskiana* по строению эпидермы близки таковым *Ph. urtujensis*. Они также относятся к подроду *Culgoweria*, т. е. их устьица располагаются рядами на обеих поверхностях листа. Различия заключаются в том, что у *Ph. vassilevskiana* клетки эпидермы всегда имеют ровные стенки, побочные клетки устьиц не несут папилл, а образуют кутикулярный валик, обрамляющий вход в устьичную ямку. Для *Ph. parva* строение эпидермы листьев неизвестно.

По ширине пластинки листья *Ph. urtujensis* близки листьям *Ph. elegans* Pryn. и *Ph. gunnii* Sew., но у последних они длинные — более 12 см. Для *Ph. elegans* строение эпидермы листьев неизвестно. Листья *Ph. gunnii* по строению эпидермы близки *Ph. urtujensis*. Отличительными признаками *Ph. gunnii* являются отсутствие трихомных образований и наличие ровных (не извилистых) клеточных стенок.

Название вида дано по наименованию пади Уртуй в Юго-Восточном Забайкалье, откуда происходят наиболее богатые сборы материала.

Местонахождения. Юго-Восточное Забайкалье, Приаргунье. Дуроевский прогиб: скв. 7002, гл. 255—388 м; скв. 7030, гл. 462—463 м; скв. 7111, гл. 39 м. Абагайтуевский прогиб, участок Болбой: скв. 3949, гл. 123—480 м; скв. 6370, гл. 174—181 м; скв. 6371, гл. 16—27 м; скв. 6373, гл. 124—125 м; скв. 6379, гл. 191—194 м; скв. 6382, гл. 165 м; 6399, гл. 229—267 м; скв. 6400, гл. 503—583 м; скв. 6710, гл. 250—600 м; скв. 6767, гл. 238—240 м; скв. 6771, гл. 16—27 м; скв. 6773, гл. 124—125 м.

ЛИТЕРАТУРА

Красилов В. А. Мезозойская флора реки Буреи (*Ginkgoales* и *Czekanowskiales*). М.: Наука, 1972. 151 с. — *Лебедев Е. Л.* Развитие меловых флор Северо-Восточной Азии и фитостратиграфия Охотско-Чукотского вулканогенного пояса: Автореф. дис. . . . докт. геолог.-минер. наук. М., 1983. 46 с. — *Самылина В. А.* Систематика рода *Phoenicopsis*. — В кн.: Мезозойские растения (гинкговые и чекановскиевые) Восточной Сибири. — Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 230. М.: Наука, 1972, с. 44—81. — *Самылина В. А.* Чекановскиевые и гинкговые — реликты мезофита в позднемеловой флоре Аркагалы (верховья р. Колымы). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 78—86. — *Krassilov V. A.* Early Cretaceous flora of Mongolia. — Palaeontographica, Abt. B, 1982, Bd 181, L. 1—3, S. 1—43. — *Van der Burgh J.*, *Van Konijnenburg—van Cittert J.* A drifted flora from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of Lothbeg point, Southerland, Scotland. — Rev. Paleobot. Palynol., 1984, vol. 43, p. 359—396.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт,
Ленинград.

Получено 9 IX 1985.

УДК 005 : 576.16 : 561 : 582.879 (574)

Бот. журн., т. 71, № 9

С. В. Викулин, Г. П. Пнёва

NYSSA ZHILINII (*NYSSACEAE*) — НОВЫЙ ТРЕТИЧНЫЙ ВИД ИЗ ПАСЕКОВО (СРЕДНЕРУССКАЯ ВОЗВЫШЕННОСТЬ) И АШУТАСА (ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)

S. V. VIKULIN, G. P. PNEVA. *NYSSA ZHILINII* (*NYSSACEAE*) — A NEW TERTIARY SPECIES FROM PASEKOVO (MIDDLE-RUSSIAN UPLAND) AND ASHUTAS (EASTERN KAZAKHSTAN)

Отпечаток листа, имеющий большое сходство с листом современного североамериканского *Nyssa aquatica*, обнаружен недавно в палеогеновом местонахождении Пасеково (Среднерусская возвышенность). Рассмотрев эту фоссилию совместно с не описанными ранее ниссоподобными листьями из классической флоры Ашутаса в Восточном Казахстане, установили новый вымерший вид *Nyssa zhilinii*.

Современные представители сем. *Nyssaceae*, в состав которого входят два рода — *Nyssa* L. и *Camptotheca* Decne. (Takhtajan, 1980), обитающие в Восточной Азии и на востоке Северной Америки, разобщены ныне в своем географическом распространении (Li, 1952; Eyde, 1966). Начиная с палеогена достоверные находки *Nyssa* (листья, плоды, древесина, пыльца) широко известны для всего северного полушария, в том числе и для территории СССР. Эти данные обобщили F. Kirchheimer (1938), затем R. H. Eyde и E. S. Barghoorn (1963), а также T. Tanai (1977).

Американские ботаники Eyde и Barghoorn, тщательно изучившие наряду с современными ниссовыми их ископаемые остатки, основываются главным образом на карпологическом материале. Ископаемые листья *Nyssa* часто трудно

отличить от листьев других родов, хотя при тщательном изучении нервации листа (и особенно жилок 3-го и 4-го порядков) и при учете модификационной изменчивости характерных признаков у современных видов *Nyssa* (форма листовой пластинки, угол отхождения вторичных жилок и др.) отпечатки листьев хорошей сохранности даже без фитолейм могут быть определены вполне достоверно.

Листья *Nyssa* с цельным краем, как отмечал еще Kirchheimer (1938), часто сходны по своему общему облику с листьями некоторых родов из семейств *Annonaceae*, *Moraceae*, *Juglandaceae*, *Fagaceae*, *Magnoliaceae*, *Lauraceae*, *Sapindaceae*, *Ebenaceae* и *Apocynaceae*.

По сведениям Eyde (1963), листья с зубцами характерны лишь для *N. aquatica*, очень редко зубцы появляются как тераты на листьях *N. sylvatica* Marsh. и еще реже — у *N. ogeche* Marsh. Это подтвердилось при просмотре материала по роду *Nyssa* в Гербарии БИНа (мы отметили листья с зубцами у нескольких уродливых листьев *N. sylvatica*). Листья *N. sylvatica*, имеющие зубцы, отличаются от аналогичных форм *N. aquatica* более острыми углами отхождения вторичных жилок в основании листа. С другой стороны, листья нисс с зубцами могут быть идентифицированы гораздо легче, чем цельнокрайные, хотя имеется опасность спутать их, например, с зубчатыми листьями некоторых видов сем. *Fagaceae*. Зубчатые листья нисс тем не менее легко могут быть отличимы от сходных с ними зубчатых листьев представителей сем. *Fagaceae* по особенностям вхождения вторичных жилок в зубцы, по третичному жилкованию между вторичными жилками, а также по особенностям распределения зубцов (у нисс зубцы располагаются главным образом в верхней части листа).

В СССР находки *Nyssa* (листья, плоды, пыльца) широко известны из палеогеновых и неогеновых отложений (Колаковский, 1954; Криштофович и др., 1956; Криштофович, Байковская, 1965; Горбунов, 1962; Дорофеев, 1963, 1969; Ахметьев, 1973; Ананова, 1974). В 1983—1984 гг. одному из авторов (С. В.) удалось найти несколько отпечатков ниссоподобных листьев в палеогеновом местонахождении Пасеково. В 1985 г. авторы настоящей статьи совместно определили аналогичные фоссилии среди еще не обработанных материалов из Ашутаса, поэтому образцы из Пасеково и Ашутаса рассматриваются совместно и по этим материалам описывается новый вид ниссы, сближаемый авторами с современным североамериканским *N. aquatica* L.

Современные виды *Nyssa* дизъюнктивно распределены в восточной части Северной Америки и в Восточной Азии. Eyde (1963), обстоятельно исследовавший современные *Nyssaceae*, их морфологические особенности и географическое распространение, подразделяет *Nyssa* на 6 видов, понимая их в широком смысле: 1. *Nyssa aquatica* — Юго-Восток США; 2. *N. biflora* Walt. — Юго-Восток США; 3. *N. javanica* (Blume) Wanger. — Малайзия, Ява, Суматра, Бирма, Ассам;[1] 4. *N. ogeche* — Юго-Восток США; 5. *N. sinensis* Oliv. — Центральный и Южный Китай; 6. *N. sylvatica* — восток США и Мексика.

Из 6 видов рода *Nyssa N. sylvatica*, *N. biflora* и *N. sinensis* имеют такое близкое сходство по морфологии (в первую очередь по анатомическим признакам плодов) и экологии, что Eyde объединяет их в отдельную группу, называя ее комплексом *Nyssa sylvatica*. Ниже приводится описание нового ископаемого вида ниссы.

Nyssaceae

Nyssa L.

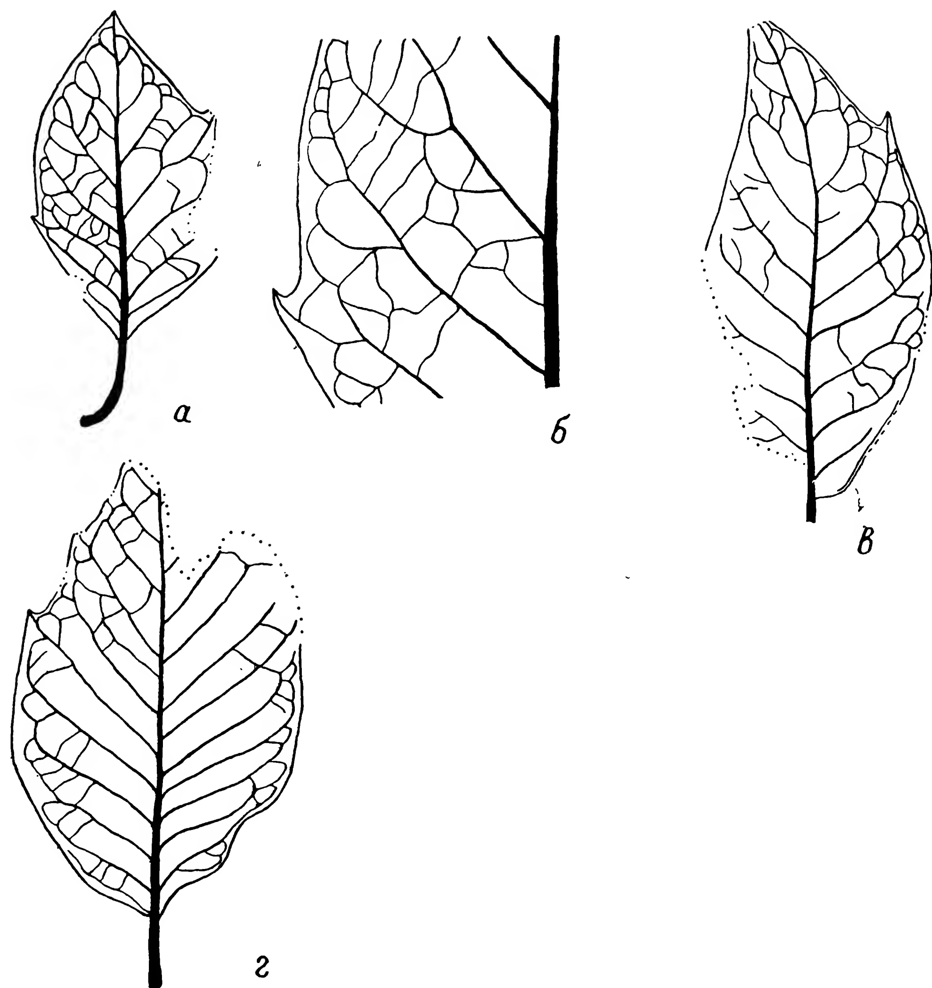
Nyssa zhilinii[2] **Vikulin et Pneva sp. nov.**

(табл. I, *1—4*; II, *1—4*)

Д и а г н о з. Листья широкоовальные или овальные с длиной, превышающей ширину в 2 раза (наибольшая ширина в середине или несколько ниже середины пластинки листа), с единичными асимметрично расположенными

[1] Характерно, что все виды рода *Nyssa*, даже тропическая *N. javanica*, являются листопадными деревьями, большей частью связанными с влажными местообитаниями.

[2] Вид назван в честь ботаника С. Г. Жилина.



Nyssa zhilinii из Ашутаса и Пасеково.

а — колл. 2113, обр. 1375, голотип; *б* — то же; ×3; *в* — колл. 2113, обр. 78; *г* — колл. 1392, обр. 1.

зубцами в верхней или средней частях пластинки. Верхушка острая, иногда оттянутая. Основание округлое или ширококлиновидное. Черешок до 1.5 см дл. Вторичные жилки в числе 7—13 пар, часть из них бифуркирует, часто слегка s-образно изогнута. В зубцы входит или вторичная жилка, или ее ответвление.

Голотип: отпечаток листа с полным черешком из верхнего олигоцена горы Ашутас (табл. I, *1—3*; рисунок, *а*, *б*), обр. 1375, колл. 2113 (БИН).

Исследованные экземпляры: колл. 2113, обр. 78, 1375 (верхний олигоцен, г. Ашутас, Восточный Казахстан); колл. 1392, обр. 1 (нижний олигоцен, с. Пасеково, Михайловский р-н Воронежской обл.).

Описание. Имеются 3 отпечатка листьев (2 с горы Ашутас и 1 — из с. Пасеково). Ашутасский отпечаток мелкого листа (голотип) с полностью сохранившимся черешком, 1.5 см дл. (см. табл. I, *1—3*), пластинка 4.5 см дл. и 2.5 см шир. Два других отпечатка почти одинаковых размеров (второй ашутасский отпечаток 6.5 см дл. и 3.2 см шир., экземпляр из Пасеково превышает его всего на 0.1 см в длину и ширину) с наибольшей шириной в средней части пластинки. Отношение длины листьев к их ширине составляет приблизительно 2 : 1. Основание слабоасимметричное, округлое или ширококлиновидное, слегка низбегающее на черешок.

Верхушка острая или оттянутая. Зубцы редкие, острые, внутренняя сторона зубца вогнутая, 1—2 мм выс, у голотипа по одному зубцу с каждой стороны листа, у двух других листьев, судя по жилкованию, зубцы расположены на одной половине пластинки: у ашутасского один (см. рисунок, *а*, *в*), а у пасековского сохранилось 2 (возможно, было 3 зубца — см. рисунок, *г*). Главная

жилка прямая или дуговидно изогнутая, сильно (примерно в 6 раз) сужающаяся к верхушке листа. Вторичных жилок у голотипа 7 пар, у второго ашутасского отпечатка 10, у пасековского сохранилось 11 пар, поскольку верхушка листа оборвана, но, вероятно, было 12 или 13 пар. Вторичные жилки тонкие, иногда слегка изогнутые, в основании листа почти супротивные, в верхней части очередные, в основании заметно сближенные, к верхушке расстояние между ними увеличивается вдвое; отходят под углом около 65° или несколько большим, начиная с четвертой пары — под углом 50°. Часть жилок слегка s-образно изогнуты, а остальные вторичные жилки слегка дуговидные, бифуркирующие у края или на $^2/_3$ своей длины, заканчиваются петлей или же серией убывающих петель. Между вторичными жилками иногда имеются короткие вставочные жилки. Третичные жилки сохранились лишь частично, они извилистые, отходят почти под прямыми углами, образуя неправильные прямоугольники. В зубец входит толстая третичная веточка, отходящая от дуги, образуемой вторичной жилкой, а в некоторые зубцы входит непосредственно вторичная жилка.

Классические ископаемые виды нисс, описываемые по находкам цельнокрайных листьев — *Nyssa europaea* Ung.,[3] *N. vertumnii* Ung. и *N. rottensis* Weyl., обычно сравниваются с североамериканским видом *N. sylvatica*. Интересен также *N. haidingeri* (Ettingsh.) Kvaček et Bužek с цельнокрайными листьями, сопоставляемый по эпидермальным признакам с современным *N. javanica* (Kvaček, Bužek, 1972).

Для территории СССР наиболее известны находки ископаемых нисс: *N. zaisanica* Grub.,[4] сближаемый с современным видом *N. ogeche*; *N. vertumnii* Ung. (Байковская, Криштофович, 1965) и *N. europaea* (Горбунов, 1962), сближаемые с *N. sylvatica*. Описанный А. А. Колаковским по небольшому фрагменту нижней части листа, имеющего зубцы, *N.* cf. *uniflora* Wangenh. не может с большой уверенностью рассматриваться как родственный *N. aquatica*, так как для этого вида характерны зубцы в верхней части листа (Колаковский, 1954). Зубцы же в нижней части листа характерны в большей степени для представителей сем. *Fagaceae*.

Определенно не могут быть отнесены к сем. *Nyssaceae* фоссилии, описываемые как *N. hungarica* Andreán. и *N. merianii* (Heer) E. Knobloch. Эти листья имеют зубцы, начинающиеся от самого основания, что вообще не характерно для *Nyssaceae*. У *N. altenburgensis* Walther et Kvaček зубцы начинаются со средней части листа, но они слишком сильно вытянуты и заметно скошены к вершине листа, что вызывает сомнения в отнесении этого вида к сем. *Nyssaceae* (Kvaček, Walther, 1981).

N. pseudoaquatica Akhmet., описанная М. А. Ахметьевым (1973) из миоценовых отложений Ботчи, несомненно относится к роду *Nyssa*, однако эта находка должна быть сближена не с *N. aquatica*, как делает автор, а скорее с зубчатыми формами *N. sylvatica*, для которого характерны острые углы отхождения вторичных жилок при основании и узкоклиновидное основание, а углы отхождения вторичных жилок в верхней части листа могут быть больше, чем в нижней части листа.

N. zhilinii ближе к североамериканским ископаемым видам нисс, чем к европейским. Среди зубчатолистных видов из Северной Америки можно назвать *N. hesperia* Berry (Chaney, Axelrod, 1959) и отчасти *N. knowltonii* Berry (Brown, 1937).

Наши находки, по-видимому, являются единственными для территории СССР [5] достоверными описаниями нисс, родственных современному *N. aquatica*,[6] для которого характерны листья с более открытыми углами отхождения

---

[3] В результате ревизии тип этого вида был отнесен к роду *Symplocos* Jacq. (*Symplocaceae* Desf.) (Kirchheimer, 1957).

[4] Авторы отмечают, что один из отпечатков *N. zaisanica* (не являющийся типом) из ашутасской коллекции имеет волнистый край и относится к роду *Symplocos* (Криштофович и др., 1956, рис. 73, обр. 783а).

[5] Критический обзор и ревизия всех ископаемых остатков *Nyssa* (по отпечаткам листьев) будут предприняты авторами в дальнейшем для очередного тома «Ископаемых цветковых растений СССР».

[6] Семена нисс, сходные с семенами современного вида *N. aquatica*, отмечены в Западной Сибири (олигоцен) и Мамонтовой горе на Алдане (миоцен) (Дорофеев, 1963, 1969).

вторичных жилок при основании, а также листья с одиночными зубцами, встречающимися преимущественно в верхней части листа.[7]

Современный вид *N. aquatica* (табл. I, *5—7* и табл. II, *5*) — самый высокий (до 34 м) среди американских видов, произрастает в субтропических болотах Северной Америки по берегам р. Миссисипи и ее притоков и на заболоченных равнинах побережья Юго-Востока США совместно с болотным кипарисом *Taxodium distichum* (L.) Rich. Эти деревья имеют мощную корневую систему, воздушные корни и сильно утолщенные основания стволов. Они часто в течение продолжительного времени стоят залитыми водой на 1 м и больше, их семена могут прорастать лишь в период пересыхания болот (Eyde, 1963, 1966).

В современных влажных лесах Юго-Востока США произрастает ряд реликтовых видов, большая часть которых демонстрирует американо-азиатские фитогеографические связи. Возможные предковые аналоги этих реликтовых видов: виды *Taxodium*, дубы из подрода *Erythrobalanus* (среди них *Quercus alexeevii* Pojark. и близкие ему виды), обнаружены во флорах Пасеково и Ашутаса.

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. Пыльца в неогеновых отложениях юга русской равнины. Л.: Наука, 1974. 228 с. — *Ахметьев М. А.* Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). — Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1973, вып. 247. 124 с. — *Горбунов М. Г.* Очерк развития третичной флоры Западной Сибири (по данным изучения остатков листьев). — В кн.: Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири: Тр. СНИИГГИМС, 1962, вып. 22, с. 312—360. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 280 с. — *Дорофеев П. И.* Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. М.: Наука, 1969. 255 с. — *Жилин С. Г.* Третичные флоры Устюрта. Л.: Наука, 1974. 121 с. — *Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Мeope Атара. — Тр. Сухум. бот. сада, 1954, вып. 8. 262 с. — *Криштофович А. Н.*, *Байковская Т. Н.* Сарматская флора Крынки. М.; Л.: Наука, 1965. 134 с. — *Криштофович А. Н.*, *Палибин И. В.*, *Шапаpаренко К. К. и др.* Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, сер. 8, вып. 1, с. 1—171. — *Brown R. W.* Additions to some fossil floras from the western United States. — U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, 1937, N 186, p. 163—205. — *Chaney R. W.*, *Axelrod D. I.* Miocene floras of the Columbia Plateau. Part II. Systematic considerations. — Carnegie Inst. Wash. Publ., 1959, N 617, p. 135—229. — *Eyde R. H.* Morphological and paleobotanical studies of the *Nyssaceae*. I. A survey of the modern species and their fruits. — J. Arn. Arbor., 1963, vol. 44, N 1, p. 1—59. — *Eyde R. H.* The *Nyssaceae* in the Southeastern United States. — J. Arn. Arbor., 1966, vol. 47, N 1, p. 117—125. — *Eyde R. H.*, *Barghoorn E. S.* Morphological and paleobotanical studies of the *Nyssaceae*, II. The fossil record. — J. Arn. Arbor., 1963, vol. 44, N 3, p. 328—376. — *Kirchheimer F.* *Cornaceae.* — In: Fossilium Catalogus. II. Plantae, 1938, vol. 23, 120 p. — *Kirchheimer F.* Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. Halle (Saale), 1957. 783 S. — *Kvaček Z.*, *Bužek Č.* *Nyssa*-leaves from the Tertiary of central Europe. — Časopis mineral. geol., 1972, roč. 17, č. 4, s. 373—382. — *Kvaček Z.*, *Walther H.* Studium über «*Quercus*» *cruciata* Al. Braun und analoge Blattformen aus dem Tertiär Europas. — Acta Paleobot., 1981, t. 21 (2), S. 77—100. — *Li H. L.* Floristic relationships between Eastern Asia and Eastern North America. — Trans. Amer. Philos. Soc., New Ser., 1952, vol. 42, pt 2, p. 371—429. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Tanai T.* Fossil laeves of the *Nyssaceae* from the Miocene of Japan. — J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. IV, 1977, vol. 17, N 3, p. 505—516.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 31 VII 1985.

---

[7] Ископаемые листья более мелки, нежели в целом листья современного *N. aquatica*. У него такие размеры имеют лишь самые мелкие листья.

УДК 582.893 (575.3) Бот. журн., т. 71, № 9

Е. В. Клюйков

НОВЫЙ ВИД РОДА *HYALOLAENA* (*UMBELLIFERAE — APIOIDEAE*) ИЗ ЦЕНТРАЛЬНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

E. V. KLUYKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *HYALOLAENA* (*UMBELLIFERAE— APIOIDEAE* FROM CENTRAL TIEN SHAN

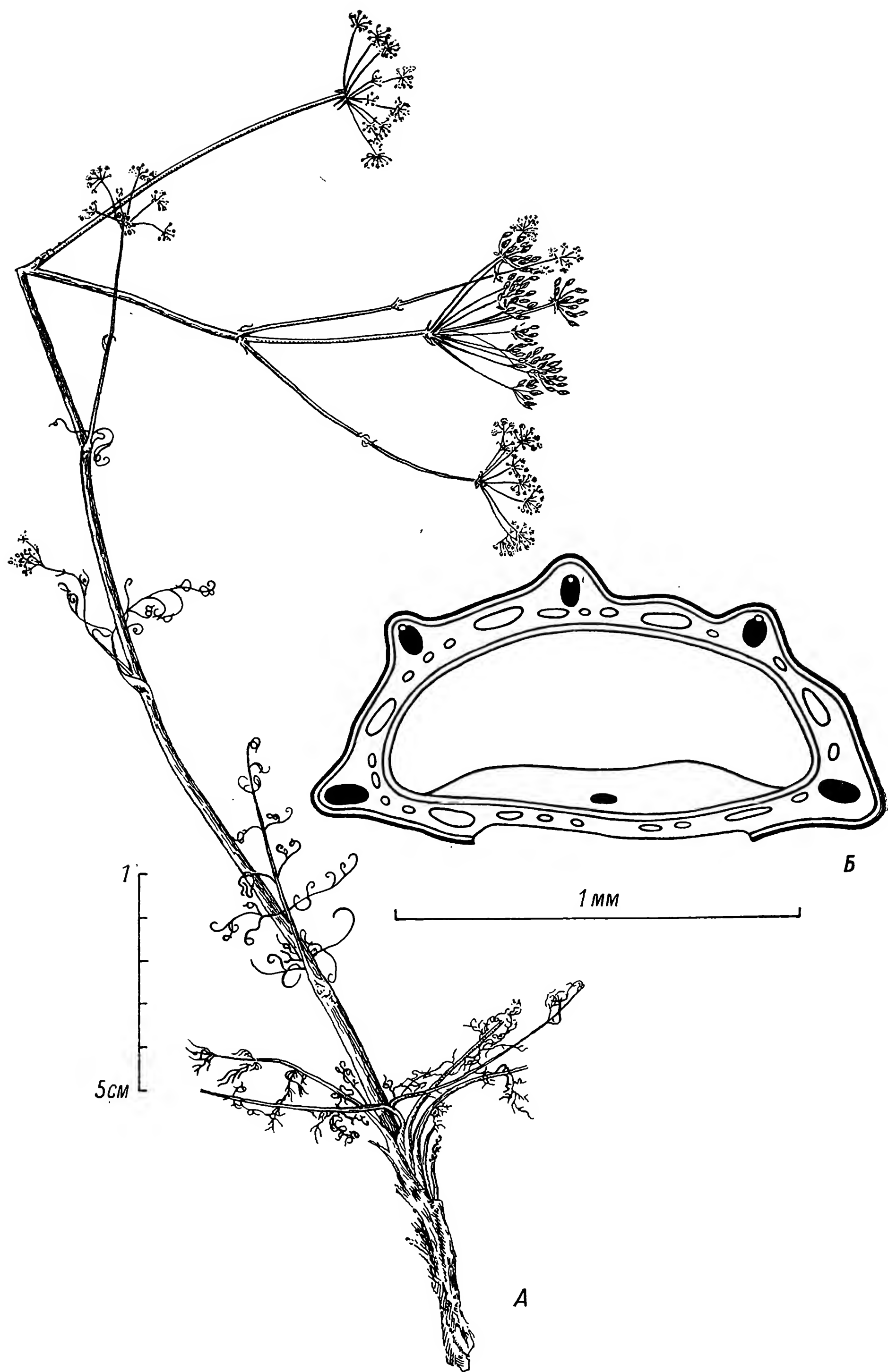
По материалам собственных полевых исследований из бассейна р. Атбаши описан новый желтоцветковый вид из типовой секции рода *Hyalolaena* — *H. viridiflora*.

Во время экспедиционных работ летом 1985 г. в Киргизии в Центральном Тянь-Шане на хр. Атбаши собран новый вид рода *Hyalolaena* Bunge. Новый вид принадлежит к типовой секции этого рода (Пименов, Клюйков, 1982), от всех видов которой отличается желто-зеленой окраской лепестков. Находка желтоцветкового вида именно в группе белоцветковых является дополнительным аргументом в пользу принятого нами широкого понимания объема рода *Hyalolaena* (Пименов, Клюйков, 1982), включающего как белоцветковые, так и желтоцветковые виды. Последние почти исключительно на основе окраски лепестков относились прежде к роду *Muretia* Boiss. (*M. oeroilanica* Korov. (=*Scaligeria lipskyi* Korov.) и *M. transcaspica* Korov.). Новый вид растет вместе с *Hyalolaena bupleuroides* (Schrenk) M. Pimen. et Kljuykov и является близкородственным к нему. Кроме окраски лепестков он отличается от *H. bupleuroides* также голыми стеблями, слаборазвитыми листочками оберточки и несколько иным рассечением листовой пластинки. Следует заметить, что окраска лепестков нового вида довольно четкая желто-зеленая в природе, у высушенного растения она становится бледно-желтой.

Hyalolaena viridiflora Kljuykov sp. nov. — Planta perennis, monocarpica, glaberrima, fusco-viridis, radicibus incrassatis, subcylindraceis, fusiformibus vel ovatis, plerumque integris, collo residius petiolorum foliorum emortuorum dense tecto. Caules solitarii, rarius bini, erecti, 25—45 cm alt., teretes, in parte media corymboso-ramosi, umbellis terminalibus. Folia radicalia rosulata, breviter petiolata; laminis 6—12 cm lg., 3—4 cm lt., ambitu ovatis vel lanceolatis, tripinnatisectis; segmentis primariis basalibus breviter petiolulatis; lobis terminalibus anguste linearibus, ad 2.5—5 mm lg. Folia caulina plus minusve distincte simplicifolia, segmentis primariis basalibus petiolulatis, longioribus et lobis terminalibus subfiliformibus, longioribus, 6—10 mm lg.; suprema ad vaginas et lobos integros subfiliformes reducta. Umbella involucri phyllis 5—6, inaequilongis, ad 2—5 mm lg., lanceolatis vel ovatolanceolatis, fuscescentibus, marginibus anguste albo-scariosis; radiis 8—11, ad 1—3 cm lg., paulo inaequilongis. Umbellulae involucelli phyllis 5—6, fuscescentibus, lanceolatis, ad 2.5—3 mm lg., pedicellis brevioribus, radiolis 14—15, inaequilongis, ad 4—5 mm lg. Dentes calycini nulli. Petala in vivo flavo-virentia, in sicco pallide lutea, ad 1 mm lg., ovata, breviter unguiculata, subintegra, apice attenuata et inflexa, canalibus secretoribus solitariis instructa. Fructus atro-brunnei vel subnigri, glabri; carpophoris fere ad basin bipartitis. Mericarpia ambitu ovata, ovatolanceolata vel obovata, applanata, 2.5—3.5 mm lg., 1.2—1.5 mm lt.; commissura lata; juga aequalia, teretia, vix prominentia; stylopodia conica, ad 0.5—0.7 mm lg.; stylodia 0.5—0.8 mm lg., dorso reflexa. Exocarpium unistratosum cellulis parvulis. Mesocarpium parenchymatosum, parvicellulare. Vittae valleculares inaequimagnae: una magna et 2—4 minores; commissurales duae magnae et 3—6 minores. Endospermium ventre planum (fig. 1 — см. рисунок).

T y p u s: Kirghisia, montes Tian-Schan Centralis, in declivi boreali jugi Atbaschy, in valle fl. Basch-Kaindy, 2200 m s. m., N 207, 19 VII 1985, E. V. Kljuykov (LE, isotypi — MW, MHW).

A f f i n i t a s. Species nostra *H. bupleuroidi* (Schrenk) M. Pimen. et Kljuykov similis, sed caulibus glaberrimis, involucelli phyllis minus evolutis lanceolatis (non ovatis), petalis flavo-virentis (non albis) differt.



Hyalolaena viridiflora.

А — внешний вид растения, Б — схема поперечного среза мерикарпия.

Кроме типового местонахождения, вид неоднократно наблюдался мною без сбора гербарного материала между пос. Баш-Каинды и г. Атбаши и в 15 км к северу от г. Атбаши по дороге на Нарын. Последнее местонахождение находится уже на правом берегу р. Атбаши. Это свидетельствует, очевидно, о более широком распространении вида в бассейне р. Атбаши. В экологическом отношении вид довольно сходен с *H. bupleuroides*, растет на остепненных разнотрав-

ных лугах на пологих склонах или ровных участках на высоте 2100—2400 м над ур. м. Вместе с ним в типовом местонахождении растут следующие виды: *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv., *Bromus japonicus* Thunb., *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski, *Stipa capillata* L., *Strigosella scorpioides* (Bunge) Botsch., *Allium pallasii* Mur., *A. korolkowii* Regel, *Lindelofia stylosa* (Kar. et Kir.) Brand, *Alyssum turkestanicum* Regel et Schmalh., *Ceratocarpus utriculosus* Bluk., *Linum usitatissimum* L., *Medicago falcata* L., *Artemisia* sp., *Hyalolaena bupleuroides* и *Silene suaveolens* Kar. et Kir.

ЛИТЕРАТУРА

Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Критический анализ родов *Hyalolaena* и *Hymenolyma* и близких к ним таксонов *Umbelliferae—Apioideae*. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 7, с. 873—889.

Московский государственный университет. Получено 20 XII 1985.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(47) : 582.89

В. Л. Шевчик

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *HYDROCOTYLE VULGARIS* (*APIACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

V. L. SHEVCHIC. A NEW LOCALITY OF *HYDROCOTYLE VULGARIS* (*APIACEAE*) IN THE EUROPEAN PART OF THE USSR

Сообщается о находке в Западном Полесье (Волынская обл. УССР) редчайшего вида флоры европейской части СССР — *Hydrocotyle vulgaris*. Приведены сведения о его распространении на территории СССР и дана характеристика места произрастания. Высказывается мнение о возможности обнаружения новых местонахождений вида на западной окраине средней полосы европейской части СССР. Делается вывод о необходимости охраны выявленного места произрастания в качестве государственного ботанического заказника.

Hydrocotyle vulgaris L. — единственный представитель подсем. *Hydrocotyloideae* сем. *Apiaceae* в природной флоре европейской части СССР.

Его основной ареал охватывает Северное Средиземноморье, Среднюю и Атлантическую Европу. H. Meuzel (Meuzel e. a., 1978) относит *H. vulgaris* к температурному, субмеридиональному и меридиональному океаническому элементу флоры Европы. Учитывая широкий ареал вида на территории, не являющейся собственно океанической зоной Европы, некоторые исследователи предлагают считать вид псевдоатлантическим (Czeczott, 1927) или даже субатлантическим (Hultén, 1950).

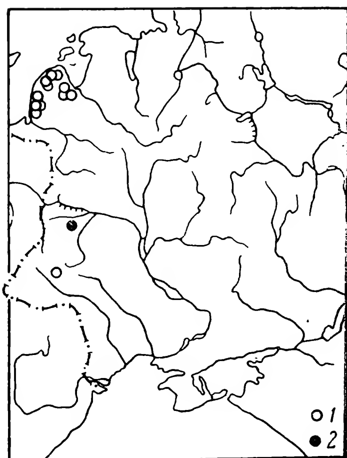
Распространение *H. vulgaris* на территории СССР связано с двумя достаточно удаленными от основного ареала закавказскими эксклавами и разрозненными локалитетами, приуроченными к восточной периферии основного ареала, находящимися в европейской части СССР.

В отечественной литературе есть указания о распространении вида в Закавказье (Колаковский, 1961; Гроссгейм, 1967). А. А. Гроссгейм (1967) указывает 5 мест его произрастания на низменностях Талыша и столько же на Колхидской низменности. Относительно западной окраины средней полосы европейской части СССР (УССР и БССР) в современной ботанической литературе отсутствуют какие-либо достоверные и конкретные сведения. Включение вида в республиканские флоры основано на старых литературных источниках. Согласно им, вид произрастал на территории бывших Гродненской и Минской губерний (современная БССР) (Пачоский, 1897). М. И. Котов (1955), используя старые, не подкрепленные гербарными сборами сведения, приводит вид для УССР. Учитывая давность указаний и отсутствие новых гербарных сборов, некоторые исследователи (Козловская, Парфенов, 1972) делают вывод о его вымирании или даже полном исчезновении.

Имеются более поздние сведения о распределении вида в Прибалтике. И. Я. Фатаре (1974, 1977), причисляя *H. vulgaris* к редким видам флоры региона, отмечает почти полную приуроченность его местообитаний к участкам приморской низменности. Тем не менее в списки редких видов, подлежащих охране на территории Латвийской ССР, он не включен («Хорология. . .», 1978, 1980, 1981).

Произрастание *H. vulgaris* на восточной границе ареала в пределах СССР делает его интересным объектом экологического и ценотического исследования.

Для Закавказья в цитированных источниках приводятся краткие сведения



Распространение *Hydrocotyle vulgaris* в европейской части СССР.

1 — литературные данные, *2* — данные автора.

о его приуроченности к заболоченным и сильно увлажненным местам, а также указывается на возможность произрастания его в рисовых посевах. Аналогичные сведения имеются и для европейской части СССР (Алексеев и др., 1972).

Более полно изучены экология и ценология вида на территории Польши. Будучи редким видом в центральной и восточной Польше (Szafer e. a., 1953) он встречается в достаточно разнообразных экотопах как случайный вид в ценозах (по классификации Браун-Бланке) болотистых лугов, черноольшанников, верховых болот, берегов ручьев на влажных и мокрых лугах с торфянистыми и болотными почвами. В фитоценологии вида прослеживается связь с группировками формации Cariceta cinereae (Mowszowicz, 1960). В юго-западной Польше, являясь случайным видом для большинства растительных группировок осоковых лугов, он становится характерным (степень верности III) (Denisiuk, 1960) для формации Cariceta appropinquatae.

Во время полевых маршрутных флористических исследований территории Западного Полесья мы обнаружили новое местонахождение вида. Он произрастает в урочище Купища (юго-западные окрестности с. Полицы Камень-Каширского р-на Волынской обл.) (см. рисунок).

Урочище представляет собой небольшое рукавообразное ответвление обширного прежде заболоченного понижения, окружающего с. Полицы со всех сторон. Урочище простирается с севера на юг на 3 км и ограничивается с юга массивом конечно-моренных холмов и гряд, а с запада и востока — слабоволнистыми поднятиями, характерными для северной стороны конечно-моренных гряд Западного Полесья (Геренчук, Климович, 1975). В центральной осевой части урочища протекает ручей.

Участок с *H. vulgaris* находится в массиве колхозных земель и используется с давних пор в сельскохозяйственных целях. Вся безлесная часть урочища с давних времен эксплуатировалась как сенокосные угодья и пастбища. В 1950—1954 гг. путем насыпки трех дамб участок, прилегающий к дороге, был преобразован в пруды. С 1971 г. нижний пруд не заливали водой и использовали как пастбище.

H. vulgaris обнаружен в северной, не занятой прудами части урочища. Растет в виде небольших, диаметром от 0.5 до 7 м, разреженных куртин. Общая площадь их распространения около 40 га. Мы обнаружили 37 куртин вида (не учитывали единичные, не разветвленные в виде куртин особи, часто встречающиеся в центральной части нижнего пруда). Замечено, что наиболее мощно развитые куртины связаны с дернинами, образованными *Polytrichum commune* Hedw. и *Sphagnum centrale* C. Jens., обильно здесь произрастающими. На таких дернинках вид имеет более высокое проективное покрытие, сравнительно бóльшие размеры куртин, развивает укороченные надземные побеги с многочисленными цветоносами. Наличие последних следует рассматривать как возрастной признак, указывающий на наибольшую устойчивость вида в данных микроценозах.

В этих условиях *H. vulgaris* встречается в полосе редколесья по западной периферии среднего пруда. Разреженный древостой (0.1) образован *Betula pubescens* Ehrh., *Pinus sylvestris* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Своеобразный аспект травяного покрова связан с микрорельефом, представленным микроповышениями приствольных участков и моховых купин. Единично, в почти сплошном моховом покрове в угнетенном состоянии произрастают *Nardus stricta* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Juncus effusus* L., *Agrostis tenuis* Sibth. В курти-

нах *Hydrocotyle vulgaris* (покрытие 50 %) наблюдается равномерное распределение надземных органов. Вид хорошо развивается и обильно плодоносит.

На пониженных, сильно увлажненных и не затененных участках *H. vulgaris* встречается (30 %) в ценозах, где содоминантами выступают *Carex panicea* L. (30 %), *C. nigra* (L.) Reichard (20 %). Единично встречаются *Lycopus europaeus* L., *Mentha arvensis* L., *Poa palustris* L., *Ranunculus flammula* L., *Myosotis palustris* (L.) L., *Juncus effusus*, *Potentilla erecta*. Отмечено наличие куртин *Hydrocotyle vulgaris* на местах, временно затопляемых поверхностными водами. Здесь он произрастает в рыхлой дернине, образованной *Agrostis canina* L.

В условиях сильно стравленного травяного покрова *Hydrocotyle vulgaris* встречается небольшими куртинами и отдельными неразветвленными особями на пониженных участках нижнего пруда. В низком угнетенном травяном покрове содоминируют *Carex nigra* (30 %), *C. panicea* (10 %). С покрытием меньше 1 % и единично встречаются *Ranunculus repens* L., *Potentilla erecta*, *P. anserina* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Hieracium pilosella* L., *Plantago lanceolata* L., *Hypochoeris radicata* L., *Leontopodon autumnalis* L., *Mentha arvensis*, *Prunella vulgaris* L., *Lycopus europaeus*, *Scutellaria galericulata* L., *Succisa pratensis* Moench, *Juncus effusus*, *Nardus stricta*. Так как до недавнего времени пруд ежегодно затопляли, то наличие разрозненных куртин по всей площади нижнего пруда указывает на возможность размножения *Hydrocotyle vulgaris* семенами. Видимо, одним из способов распространения семян является эпизоохория. Для большинства куртин последнего ценотического варианта характерны неразветвленность, отсутствие укороченных надземных побегов, цветения и плодоношения. Объясняется это, по-видимому, сильной угнетенностью *H. vulgaris* и преобладанием у него процессов вегетативного возобновления.

На хорошо увлажненной почве в травяном ярусе ольховой рощи *H. vulgaris* встречается на участке пастбища между дорогой и селом, а также на месте земляных работ, проводившихся при создании прудов. Травяной покров сравнительно высокий (до 20—30 см), густой (70—80 %). В нем содоминируют *Carex nigra* (20 %), *Agrostis tenuis* (30 %), *Hydrocotyle vulgaris* (10 %). С покрытием меньше 10 % встречаются *Poa pratensis* L., *P. palustris*, *Juncus effusus*, *Ranunculus repens*, *Mentha arvensis*. Единично отмечены *Galium palustre* L., *Plantago lanceolata*, *Achillea millefolium* L., *Carex hirta* L., *Potentilla anserina*, *Trifolium repens* L., *Viola palustris* L. В этих условиях виду присущи некоторые морфологические особенности: в среднем бо́льшие параметры листовой пластинки, в 4—5 раз бо́льшая длина черешков, в 2—3 раза — цветоносов и междоузлий на подземных корневищах, менее плотная консистенция мезофилла листа, несколько иная форма края листовой пластинки. На основании этих морфологических различий некоторые ботаники (Mowszowicz, 1960) для *Hydrocotyle vulgaris* выделяют две формы: f. *major* Schur и f. *minor* Schur. Мы рассматриваем эти формы как экотипы.

Если коснуться флористического спектра травяного покрова урочища, то заслуживает внимания факт произрастания здесь вне куртин *H. vulgaris* ряда других европейских псевдоатлантических видов. Это *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, *Radiola linoides* Roth, *Juncus squarrosus* L., *J. bulbosus* L., *Drosera intermedia* Hayne. Все они единично встречаются на участке пастбища между селом и дорогой. Их распространение связано с понижениями поверхности, разбитой копытами животных, часто затопляемыми поверхностными водами. *Drosera intermedia* растет также по западной окраине нижнего пруда в аналогичных экотопах.

Несмотря на значительную преобразованность растительного покрова урочища Купища, произрастание в нем редчайшего вида флоры этого региона *Hydrocotyle vulgaris* и ряда других редких и мало распространенных видов делает урочище уникальным ботаническим объектом для территории УССР.

В результате интенсивного использования земель урочища Купища не исключена возможность уничтожения *H. vulgaris* в данном локалитете. В связи с этим очевидна необходимость его охраны.

По нашему убеждению, для сохранения этого уникального флористического комплекса, центральным объектом которого следует считать *H. vulgaris*, необ-

ходима организация государственного ботанического заказника республиканского значения.

Гербарные образцы упомянутых редких видов растений переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР и Гербарий Киевского государственного университета.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Ю. Е., *Вехов В. Н.*, *Гапочка Г. П. и др.* Травянистые растения СССР. М.: Мысль, 1972. 309 с. — *Геренчук К. І.*, *Климович П. В.* Природні комплекси і ландшафтні райони. — В кн.: Природа Волинськоі області. Львів: Вища школа, 1975, с. 113—124. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. 2-е изд., т. 7. Л.: Наука, 1967. 894 с. — *Козловская Н. В.*, *Парфенов В. И.* Хорология флоры Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1972. 312 с. — *Колаковский А. А.* Растительный мир Колхиды. М.: Изд-во МГУ, 1961. 459 с. — *Котов М. І.* Родина зонтичні — *Umbelliferae*. — В кн.: Флора УРСР. Т. 7. Київ: Вид-во АН УРСР, 1955. 461 с. — *Пачоский И. К.* Флора Полесья и прилежащих местностей. — Тр. СПб. об-ва естествоисп., 1897, т. 27, вып. 2. 260 с. — *Фатаре И. Я.* Виды растений атлантического распространения. — В кн.: Флора и растительность Латвийской ССР. Приморская низменность. Рига: Зинатне, 1974, с. 67—84. — *Фатаре И. Я.* Западноевропейские виды растений. — В кн.: Флора и растительность Латвийской ССР. Курземский геоботанический район. Рига: Зинатне, 1977, с. 65—79. — *Хорология* флоры Латвийской ССР. Редкие виды растений I группы охраны. Рига: Зинатне. 1978. 74 с. — *Хорология* флоры Латвийской ССР. Редкие виды растений II группы охраны. Рига: Зинатне. 1980. 102 с. — *Хорология* флоры Латвийской ССР. Редкие виды растений III группы охраны. Рига: Зинатне. 1981. 100 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Czeczott H.* The atlantic element in the flora of Poland. — Bul. Acad. Polon., Cl. Sci. Mat.-Nat., ser. B, Krakovie, 1927. 35 p. — *Denisiuk Z.* Laki turzycowe Wielkopolski. Warszawa; Krakow: PWN, 1960. 140 p. — *Hultén E.* Atlas över växternas utbredning i norden. Stockholm, 1950. 473 p. — *Meuzel H.*, *Jager E.*, *Weinert E.* Vergleichende Chorologie zentraleuropäischen Flora. Bd 2. Jena, 1978. 421 S. — *Mowszowicz J.* Conspectus florae Lodzinensis. Lodz: LTW, 1960. 369 S. — *Szafer W.*, *Kulczynski S.*, *Pawlowski B.* Rosliny Polskie. Warszawa: PWN, 1953. 441 S.

Киевский государственный университет.

Получено 11 XII 1985.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9

К. Ф. ЛЕДЕБУР (1785—1851) И ЕГО «FLORA ROSSICA»

N. N. TSVELEV. K. F. LEDEBOUR (1785—1851) AND HIS «FLORA ROSSICA»

В 1985 г. исполнилось 200 лет со дня рождения выдающегося ботаника Карла Фридриха Ледебура — автора первой полностью законченной сводки по флоре России. Первой попыткой составления такой сводки можно считать «Flora rossica» П. С. Палласа (1741—1811), однако эта флора была слишком грандиозна по замыслу, чтобы быть законченной. В 1784 и 1788 гг. вышли лишь две части 1-го тома, включавшие по 50 цветных таблиц большого формата с описаниями растений на латинском языке. По свидетельству современников, таблицы и текст 2-го тома были уже готовы, однако издать их не удалось. Лишь в 1831 г. 25 сохранившихся таблиц были изданы без текста. Таким образом, в эту флору, вернее, иконографию, вошли всего 125 видов из 77 родов голосеменных и покрытосеменных растений, а также из принадлежащего к грибам рода *Boletus*. Очень вероятно, что именно Паллас дал молодому Ледебуру идею создания полной и более компактной сводки по флоре России.

К. Ф. Ледебур родился в небольшом г. Штральзунде на побережье Балтийского моря (в настоящее время — север ГДР) 8 VII (по другим источникам — 8 VI) 1785 г. В 1805 г. он окончил университет в находящемся неподалеку г. Грейфсвальде со степенью доктора философии, но с основной специализацией по ботанике. По-видимому, уже тогда он отличался выдающимися способностями к научной работе, так как сразу после окончания университета, в 20 лет, был назначен адъюнктом (помощником профессора), а также директором ботанического сада в Грейфсвальдском университете. Уже в 1807 г. результатом его деятельности явилась работа «Список растений, растущих в ботаническом саду Грейфсвальда и его окрестностях» (Ledebour, 1807).

В 1810 г. Ледебур встретился с Палласом, жившим тогда в Берлине, и в результате бесед с ним принял решение переехать в Россию, чтобы заняться изучением ее флоры. Со 2 I 1811 г. он стал ординарным профессором ботаники, минералогии и зоологии в Дерптском университете (ныне г. Тарту Эстонской ССР) — одном из старейших высших учебных заведений нашей страны, а также директором университетского ботанического сада. С этого времени начинается период его очень активной деятельности по изучению флоры России. Ледебур привел в образцовый порядок университетский ботанический сад, не без труда добившись значительного увеличения отпускавшихся на него средств. Сад был обогащен множеством растений, отчасти привезенных Ледебуром и его учениками из путешествий, отчасти приобретенных путем обмена. Если в 1807 г. в саду числилось 2367 видов растений, и преимущественно в открытом грунте, то в 1827 г. число их достигло 10 449, из которых 4477 разводилось в оранжереях. Уже в 1811 г. Ледебур написал «Дополнение I к списку растений Дерптского ботанического сада» (Ledebour, 1811). Регулярно издавались списки семян растений, культивируемых в Дерптском ботаническом саду, в приложениях к которым описывались новые виды.

В 1814 г. Ледебур предполагал совершить 5-месячное путешествие по Крыму, однако министр финансов того времени — граф Разумовский — отказал в финансировании этой экспедиции, сославшись на то, что Крым уже достаточно хорошо изучен Палласом и другими учеными. Позднее Ледебур со-

вершил поездку в Крым в 1818 г. для лечения, а уже значительно позднее после выхода в отставку дважды побывал в Судаке — в 1836 и 1837 гг.

В 1825 г. Ледебур составил план путешествия по Алтаю, который в то время был «белым пятном» в отношении флоры и фауны. На этот раз ему удалось получить средства на экспедицию в размере 10 000 руб. ассигнациями. 16 I 1826 г. он выехал из Дерпта вместе со своими учениками — выдающимися ботаниками своего времени — Александром Бунге (1803—1890) и Карлом Антоном Мейером (1795—1855) — и 9 III они прибыли в Барнаул, откуда предполагалось начать путешествие. Ученики двинулись по маршрутам, заранее намеченным Ледебуром: Бунге — вверх по р. Катуни к Чуйским белкам, а Мейер — через Бухтарминск к Зайсану и оттуда в казахские степи к юго-западу от Семипалатинска. Сам Ледебур 9 IV отправился из Барнаула через Змеиные горы в Риддерск (ныне Лениногорск), затем — в Ульбинские горы и Усть-Каменогорск. Нет никакого сомнения в том, что Ледебур показал здесь себя как выдающийся организатор, способный руководить экспедициями такого масштаба.

Во время алтайской экспедиции было собрано около 1600 видов растений, в том числе около 400 новых для науки, 241 вид живых растений, а также образцы семян более чем 1300 видов для обмена с другими ботаническими садами Европы. Участники экспедиции собрали также зоологические коллекции, в том числе 21 вид млекопитающих, 64 вида птиц, 526 видов насекомых, главным образом жуков; минералогическую коллекцию и даже археологические материалы из раскопок древних могил.

В начале 1827 г. Ледебур возвратился в Дерпт и уже к 18 III представил совету университета очень интересный предварительный отчет о путешествии, который был единогласно одобрен. Общее описание этого «Путешествия через Алтайские горы и Киргизские степи» было издано Ледебуром в 2 частях в 1829 и 1830 гг. (Ledebour, 1829—1830). Первая часть охватывала поездку самого Ледебура, а вторая часть была составлена из дневников его учеников. Алтайские сборы Ледебура послужили основой для прекрасно иллюстрированного труда «Icones plantarum novarum vel imperfecte cognitarum floram rossicam, imprimis altaicam, illustrantes» (Ledebour, 1829—1834), содержавшего латинские описания растений и их рисунки; 5 выпусков этого труда, выходившего в период с 1829 по 1834 гг. (каждый выпуск издавался двумя частями), включают 500 видов, многие из которых были новыми для науки. Это была четвертая русская иконография растений после «Flora sibirica» И. Г. Гмелина (1747—1769), «Flora rossica» Палласа и первой части работы Ф. К. Биберштейна «Centuria plantarum rariorum. . .», изданной в 1810 г. Одновременно с 1829 по 1834 гг. публиковались 4 тома «Flora altaica», которая была написана Ледебуром в содружестве с Бунге и Мейером при участии Р. Э. Траутфеттера и замечательного агростолога того времени К. Б. Триниуса. Название этой работы уже ее содержания, так как в нее включены многие туранские виды Восточного Казахстана.

Из других работ Ледебура, написанных им до «Flora rossica», стоит отметить «Монографию рода *Paris*» (Ledebour, 1827), которая была одной из первых ботанических монографий, выполненных в России, и «Комментарий» к «Flora sibirica» Гмелина (Ledebour, 1841), в которой Ледебур попытался подыскать бинарные названия для всех видов, перечисленных и изображенных Гмелином во «Flora sibirica». Последний «Комментарий», естественно, имел большое значение при подготовке к изданию «Flora rossica». Нельзя не упомянуть одну статью Ледебура, вышедшую в 1834 г. в «Лесном журнале», — «О разведении лесов по берегам Черного моря для предупреждения засух», которая была результатом его поездки в южную часть европейской России; она как бы предвосхитила проведенную уже в наше время большую работу по закладке на юге европейской части СССР целой сети полезащитных лесных полос для борьбы с засухой.

Работа по созданию «Flora altaica» была для Ледебура подготовительной для составления общей сводки по флоре России, которая, вероятно, была задумана им уже давно. После 25 лет работы в Дерптском университете 25 I 1836 г. он вышел в отставку в звании заслуженного профессора, получив возможность полностью посвятить себя изданию «Flora rossica». Для завершения этого основного труда его жизни Ледебур возвратился в Германию, где жил сначала

в Гейдельберге, а затем в Мюнхене, где и умер 4 VII 1851 г., за несколько месяцев до смерти подготовив полный текст последней части «Flora rossica».

Значение издания «Flora rossica» для дальнейшего развития флористики и систематики высших растений в России трудно переоценить. Эта работа не только подвела итог всем предшествующим исследованиям, но и явилась мощным стимулом для проведения дальнейших исследований по изучению флоры России. Хотя основная часть сводки была написана самим Ледебуром, для обработки некоторых групп растений им были привлечены известные специалисты того времени. Значительная часть гвоздичных и маревых, а также амарантовые и фитолакковые были обработаны Э. Фенцлем (1808—1879), злаки — А. Гризебахом (1824—1879) (крупнейший специалист по злакам Триниус в это время лишился возможности работать из-за тяжелой болезни), осоки — Л. Х. Тревиранусом (1799—1864), ситниковые — Э. Мейером (1791—1858), род мытник *Pedicularis* — Бунге.

«Flora rossica» издавалась в Штутгарте с 1842 по 1853 гг., так что последняя часть этого труда вышла в свет через 2 года после смерти ее автора. 4 тома «Flora rossica», подобно многим флорам того времени, выходили частями: том 1-й в 3 частях, 2-й и 3-й тома — каждый двумя полутомами по 2 части в каждом полутоме, том 4-й — в 3 частях. Ледебур посвятил свой труд Е. Ф. Канкрину, бывшему тогда министром финансов России, широко образованному для своего времени человеку, содействовавшему изданию «Flora rossica». В эту сводку были включены 6522 вида сосудистых растений, из которых 84 — высшие споровые, 33 — голосеменные, 1040 — однодольные, 5365 — двудольные. Ключи для определения видов во «Flora rossica», как это было принято в то время, заменяли краткие диагнозы видов и внутриродовых подразделений на латинском языке. По каждому виду приведены очень подробная синонимика и сведения о его распространении. В пределах многих видов упоминаются разновидности, хотя Ледебур обычно придерживался довольно узкого понимания вида. В частности он сам описал в качестве самостоятельных видов многие монотипические виды — эколого-географические расы, например *Centaurea adpressa* и *C. apiculata* из родства *C. scabiosa* s. l., *Lythrum intermedium*, близкий к *L. salicaria*, *Urtica pubescens*, близкий к *U. dioica*, *Viola epipsila*, близкий к *V. palustris*, и др. Семейства во «Flora rossica» были расположены по системе Декандолля, которой Ледебур обычно следовал и в вопросах номенклатуры таксонов.

В начале 1-го тома «Flora rossica» имеется очень полный список литературных источников по флоре России, насчитывающий 207 названий. Кроме того, Ледебур предпринял здесь первую, конечно, еще не совершенную попытку районирования обширной территории России, разделив ее на 16 областей: Арктическая, Северная, Средняя и Южная Россия, Крым, Кавказ, Уральская, Алтайская и Байкальская Сибирь, Даурия, Восточная Сибирь, Земля Чукчей, Арктическая Сибирь, Камчатка, острова Восточного океана, а также «Русская Америка», до 1876 г. принадлежавшая России. Остались не включенными во «Flora rossica» бóльшая часть Средней Азии и юг Дальнего Востока, по которым в то время отсутствовал какой-либо гербарный материал. Принятое Ледебуром районирование было в какой-то степени ботанико-географическим. Так, Северная Россия была на севере ограничена северным полярным кругом, а на юге — северной границей сплошного ареала дуба, Средняя Россия на севере — северной границей дуба, а на юге — северной границей культуры винограда.

Основной гербарий Ледебура в числе около 5000 гербарных листов хранится в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Он был приобретен в 1857 г. у вдовы Ледебура и стал одной из основных частей только что организованного тогда Русского гербария Петербургского ботанического сада. В настоящее время он инсерирован в общий фонд Гербария и отдельно не хранится, но многие образцы из него находятся среди типов видов в отдельных секторах Гербария. Много дублетов сборов Ледебура имеется в Гербарии Тартуского университета.

Конкретный вклад Ледебура в таксономию высших растений флоры СССР также очень велик. Он описал в качестве новых для науки 7 родов и 305 видов, не считая 20—25 видов, оказавшихся синонимами других видов. Из новых ро-

дов 4 были описаны из семейства зонтичных и 2 из семейства бурачниковых (этими семействами он специально интересовался), еще один — *Brachyactis* Ledeb. из семейства сложноцветных. Род *Nectarobotryum* Ledeb. оказался более поздним синонимом рода *Lloydia* Reichenb. По числу описанных Ледебуром видов из разных семейств можно судить о том, какие семейства и роды были для него особенно интересны. Так, он описал 76 видов сем. *Asteraceae* (в том числе 12 видов рода *Saussurea*, 11 — *Artemisia*, 6 — *Senecio*, по 5 — *Crepis* и *Taraxacum*), 46 видов сем. *Fabaceae* (в том числе 28 видов рода *Astragalus*, 6 — *Oxytropis*, 5 — *Vicia*), 26 видов сем. *Boraginaceae* (в том числе 6 видов рода *Lappula* и 5 — *Onosma*), 25 видов *Apiaceae*, 12 — *Brassicaceae*, 11 — *Rosaceae*, по 9 — *Alliaceae* и *Ranunculaceae*, 8 — *Caryophyllaceae*, 6 — *Polygonaceae*, по 5 — *Scrophulariaceae* и *Salicaceae*, по 4 — *Crassulaceae*, *Geraniaceae*, *Liliaceae*, *Primulaceae*, *Tamaricaceae* и *Violaceae*, по 3 — *Hypericaceae*, *Pinaceae*, *Poaceae* и *Santalaceae*. Еще он описал по 1—2 вида из 24 семейств.

В честь Ледебура названы 42 вида растений из различных семейств. К сожалению, 2 названных в честь него и описанных почти одновременно в 1821 г. рода — *Ledebouria* Link и *Ledebouria* Roth — в настоящее время принимаются за более поздние синонимы соответственно родов *Pimpinella* L. и *Scilla* L., хотя они могут быть признаны при более мелком понимании последних родов. Более «повезло» описанному позднее роду *Ledebouriella* H. Wolff из сем. *Apiaceae*, который принимается за самостоятельный во всех современных флорах.

В заключение нельзя не отметить, что «Flora rossica» — главный труд жизни К. Ф. Ледебура — и в настоящее время не потеряла своего значения, хотя она уступила свое место новой грандиозной сводке «Флора СССР», включающей уже не 6522, а 17 520 видов. К «Flora rossica» постоянно приходится обращаться за различными справками, в ней всегда можно найти очень ценные, но оставшиеся незамеченными данные. Как первая полная сводка по флоре нашей страны «Flora rossica» Ледебура навсегда останется в золотом фонде нашей ботанической литературы.

ЛИТЕРАТУРА

Буш Н. А. К. Ф. Ледебур. — В кн.: Биографический словарь профессоров и преподавателей Юрьевского, бывшего Дерптского университета за 100 лет его существования. Кафедра ботаники, т. 1. Юрьев, 1902, с. 344—348. — *Ледебур К. Ф.* О разведении лесов по берегам Черного моря для предупреждения засух. — Лесной журн., 1834, ч. 2, кн. 1, с. 173—177. — *Ledebour C. F.* Enumeratio plantarum horti botanici Gryphici. Gryphiae, 1807. 40 p. — *Ledebour C. F.* Supplementum I enumerationis plantarum horti botanici Dorpatensis. Dorpati, 1811. 5 p. — *Ledebour C. F.* Monographia generis *Paridum*. Dorpat, 1827. 10 p. — *Ledebour C. F.* Reise durch das Altai-Gebirge und die Soongorische Kirgisen-Steppe. Berlin, 1829—1830, Bd 1. 426 S.; Bd 2. 522 S. — *Ledebour C. F.* Icones plantarum novarum vel imperfecte cognitarum floram rossicam, imprimis altaicam, illustrantes, vol. 1—5. Rigae, Londini, Parisiis et Argentorati, 1829—1834, vol. 1. 24 p., tab. 1—100; vol. 2. 28 p., tab. 101—200; vol. 3. 28 p., tab. 201—300; vol. 4. 26 p., tab. 301—400; vol. 5. 28 p., tab. 401—500. — *Ledebour C. F.* Commentarius in J. G. Gmelini Floram sibiricam. — Regensb. Denkschr. Bot. Ges., 1841, Bd 3, p. 43—138. — *Ledebour C. F.* Flora rossica, vol. 1—4. Stuttgartae, 1841—1853, vol. 1, 790 p.; vol. 2. 937 p.; vol. 3. 863 p.; vol. 4. 741 p. — *Ledebour C. F.*, *Meyer C. A.*, *Bunge A.* Flora altaica, t. 1—4. Berlin: Remmer, 1829—1834, t. 1. 440 p.; t. 2. 464 p.; t. 3. 368 p.; t. 4. 336 p. — *Stearn W. T.* Ledebour's «Flora rossica», «Icones plantarum novarum» and «Flora altaica» with a note on Pallas «Flora rossica». — J. Arn. Arbor., 1941, vol. 22, N 2, p. 225—230.

Н. Н. Цвелев.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 XII 1985.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57)

ВЕРА АЛЕКСЕЕВНА ПОДДУБНАЯ-АРНОЛЬДИ (1902—1985)

M. S. YAKOVLEV, T. B. BATYGINA. VERA ALEXEYEVNA PODDUBNAYA-ARNOLDI (1902—1985)

После тяжелой и продолжительной болезни скончалась доктор биологических наук, профессор Вера Алексеевна Поддубная-Арнольди — крупнейший цитоэмбриолог нашей страны. Вся ее творческая, научно-исследовательская деятельность была посвящена разработке основных проблем цитологии и эмбриологии цветковых растений.

Окончив биологический факультет Московского университета им. М. В. Ломоносова по отделению высших растений, она начала работать в лаборатории цитогенетических исследований Биологического института им. К. А. Тимирязева под непосредственным руководством академика С. Г. Навашина, где и опубликовала свою первую работу, посвященную спермиогенезу у некоторых сложноцветных. Позднее она работала в лаборатории цитологии Всесоюзного института растениеводства (ВИР), возглавляемой членом-корреспондентом АН СССР, профессором Г. А. Левитским, где в совершенстве овладела новейшими для того времени методами исследования в области цитологии и генетики. Все это, несомненно, сыграло большую роль в ее дальнейшей научной деятельности.

Следует отметить, что в 30-е годы получили широкое развитие исследования по цитологии отдаленных гибридов, амфидиплоидов и полиплоидов культурных растений. Для изучения закономерностей их развития привлечение данных по цитоэмбриологии было крайне необходимо. В 1933 г. В. А. опубликовала весьма обстоятельную работу по половому и бесполому размножению у некоторых видов хондриллы и впервые описала у них нередуцированный партеногенез. Такой же способ размножения был ею обнаружен также у некоторых видов одуванчиков.

В 1944 г. В. А. защитила докторскую диссертацию по теме «Эмбриология покрытосеменных растений и ее значение для систематики, селекции и генетики». После успешной защиты диссертации основная научная работа В. А. проходила в Главном ботаническом саду АН СССР. Основное внимание ею уделялось генезису цитоэмбриональных структур отдаленных гибридов в семействе злаковых. Примером этого может служить исследование сложных ржано-пырейных гибридов, полученных в результате скрещивания тетраплоидной ржи Вятка московская 2n=28 с амфидиплоидным ржано-пырейным гибридом 2n=56. Эти гибриды оказались слабоплодовитыми. Удалось выяснить, что высокая стерильность ржано-пырейных гибридов обусловлена наличием целого ряда отклонений в развитии пыльников, семяпочек и зародышевых мешков. При этом было установлено, что основной причиной малой плодовитости являются нарушения в женской генеративной сфере, которые обнаруживались в разные фазы развития, но особенно на более поздних.

Наряду со сравнительным методом в своих исследованиях орхидных В. А. широко применяла методы гистохимии, а также метод выращивания орхидей из семян in vitro. Таким путем было получено большее число сеянцев, доведенных до цветения.

В. А. обладала необычайной работоспособностью: она опубликовала три большие монографии: «Общая эмбриология покрытосеменных растений» (1964),

«Цитоэмбриология покрытосеменных растений» (1976) и «Характеристика покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам» (1982). Кроме того, она была членом редколлегии 5-томного справочного руководства «Сравнительная эмбриология цветковых», в которое вошли и ее собственные обработки семейств *Ulmaceae*, *Moraceae*, *Cannabaceae*, *Urticaceae* (1981) и сем. *Aizoaceae* (1983).

В. А. была активным участником Международных ботанических конгрессов 1960 и 1975 гг., международных симпозиумов (Франция, Италия, Нидерланды, Индия), а также всесоюзных конференций, симпозиумов и совещаний.

В. А. была общительным и доброжелательным человеком, учителем многих отечественных цитоэмбриологов. Все, знавшие ее, будут с благодарностью вспоминать даваемые ею указания и советы при подготовке своих трудов и диссертационных работ.

М. С. Яковлев, *Т. Б. Батыгина*.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 20 XII 1985.

УДК 92 (47+57)

Бот. журн., т. 71, № 9

СВЕТЛАНА АЛЕКСАНДРОВНА РЕЗНИКОВА (1932—1985)

T. B. BATYGINA, M. S. YAKOVLEV, A. E. VASSILYEV. SVETLANA ALEXANDROVNA REZNIKOVA (1932—1985)

5 XI 1985 г. на 54 году жизни скончалась заведующая лабораторией эмбриологии Всесоюзного научно-исследовательского института эфиромасличных культур доктор биологических наук, профессор Светлана Александровна Резникова.

Круг научных интересов С. А. Резниковой в основном был связан с эмбриологией растений, ее первые эмбриологические исследования выполнены в стенах Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева.

В 1960 г. С. А. Резникова защитила кандидатскую диссертацию «Стерильность мяты перечной и ее определение». С этого времени она начала активно работать в област изучения мужской генеративной сферы растений. В 1975 г. С. А. успешно защитила докторскую диссертацию «Закономерности клеточной дифференцировки при микроспоро- и гаметогенезе (на примере *Lilium candidum* L.)» и стала одним из ведущих специалистов по эмбриологии растений, широко известным как в нашей стране, так и за рубежом.

Хорошо понимая, что решение фундаментальных проблем в значительной степени зависит от использования современных методик, С. А. всегда активно способствовала внедрению их в практику эмбриологических исследований. Серьезный и вдумчивый исследователь, она была специалистом широкого профиля.

Итогом многолетних исследований С. А. по эмбриологии растений явилась вышедшая недавно монография «Цитология и физиология пыльника» (1984), которая стала заметным событием в отечественной и зарубежной эмбриологии. В книге предпринята попытка суммировать результаты исследований цитологических и биохимических механизмов развития пыльника. При этом С. А. со свойственной ей тщательностью не только собрала данные, накопившиеся в этой области знаний за последние 20 лет, но и ясно выразила новые направления эмбриологии наших дней. Прекрасно понимая, что эмбриология, как и всякая наука, быстро развивается, открывая все новые закономерности, С. А. планировала через некоторое время переиздать книгу, дополнив ее новыми экспериментальными материалами.

Эмбриологические исследования С. А. были посвящены не только фундаментальным проблемам эмбриологии растений, но и тесно связаны с решением конкретных задач селекции эфиромасличных культур. Много сил было отдано исследованию вопросов экспериментального андрогенеза, опыления и оплодотворения у эфиромасличных растений, и за всеми этими исследованиями она всегда видела их приложение в практической генетике и селекции.

Значительный вклад внесла С. А. в изучение закономерностей биосинтеза терпеноидов, включая комплексные исследования с использованием генетических, цитологических, физиологических и биохимических подходов. Она разработала теоретические основы селекции эфиромасличных культур (мята, шалфей, лаванда, роза) на высокое содержание и необходимый качественный состав эфирного масла. С. А. является соавтором высокопродуктивных сортов мяты Краснодарская-2, Симферопольская-200, Удайская и др. Ею опубликованы 180 научных работ и получены 4 авторских свидетельства.

С. А. была добрым и удивительно чутким человеком. Ее внимательное отношение к коллегам и особенно к молодежи позволило ей за короткий срок создать научную школу по экспериментальной биологии, 13 ее учеников стали кандидатами наук.

Уход из жизни Светланы Александровны в расцвете творческих сил — тяжелая потеря для отечественной биологической науки.

Т. Б. Батыгина, М. С. Яковлев, А. Е. Васильев.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 XII 1985.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019 : 941 : 002.01 : 582.26

Библиография советской литературы по водорослям. 1961—1970/Л. К. Красавина, Н. Н. Цветкова, И. Н. Матвеевская, Т. А. Дмитриева; под ред. М. М. Голлербаха и Л. К. Красавиной. — Л.: БАН, 1983. 580 с. Т. 800 экз. Ц. 2 р. 20 к.

E. A. SHTINA. (*A REVIEW*). BIBLIOGRAPHY OF THE SOVIET LITERATURE ON ALGAE. 1961—1970. 1983

Эпиграфом к рецензии хотелось бы взять слова академика Д. С. Лихачева: «Библиография — удивительная область деятельности: она воспитывает абсолютную точность, эрудицию и основательность, основательность во всех смыслах. Без нее не могут развиваться не только литературоведение. . ., но и любая другая наука. Это почва, на которой растет современная культура. . . Слава библиографическим трудам и слава библиографам!» [1]

Рецензируемый труд по времени публикации является последним в уникальном издании, начатом в 1901 г. и включающем 11 выпусков; 5 из них напечатаны в периодических изданиях, 6 изданы отдельными книгами.

Трудно переоценить значение обсуждаемой «Библиографии». В современной науке информационное обеспечение работы имеет не меньшее значение, чем фактический материал исследования. Далеко не каждая отрасль знания оказалась в таком благоприятном положении, как альгология, которая снабжена полной сводкой всех альгологических исследований на территории СССР. Это убедительно показано в «Путеводителе для биологов. . .» [2].

Большая планомерная работа по составлению и публикации библиографии альгологических трудов в нашей стране была начата Н. М. Гайдуковым сводкой, изданной в 1901 г., и продолжена авторскими коллективами, возглавляемыми вначале А. А. Еленкиным, а потом М. М. Голлербахом. К настоящему времени последний выпуск этой библиографической серии, опубликованный в 1983 г., включает альгологические труды за 1961—1970 гг. (сводка за 1971—1975 гг. вышла из печати раньше, в 1978 г.).

В более чем 80-летней работе над библиографией по водорослям можно проследить три периода: первый — предпринятая Гайдуковым попытка систематизировать литературу по флоре водорослей России до 1900 г., составленная без особого плана и опубликованная в «Ботанических записках» Общества естествоиспытателей (вып. 1); второй — планомерное продолжение библиографии (за время с 1900 и далее по 1935 г.), осуществленное Еленкиным (руководитель) и Л. А. Оль (исполнитель); к нему относятся вып. 2—5, опубликованные в «Трудах БИНа», из них 4 и 5 — уже после смерти авторов (1942), третий период — возобновление ведения библиографии с 1936 г., предпринятое Голлербахом (руководитель) и Л. К. Красавиной (основной исполнитель) при участии ряда других сотрудников БИНа, перешедшее затем к сотруднику БАН АН СССР Н. Н. Цветковой. Относящиеся к этому периоду вып. 6—9 изданы отдельными книгами Библиотекой АН СССР. Выпуски этого последнего периода в отличие от предыдущих, составленных «вольным стилем», оформлены строго по ГОСТу и отличаются библиографическим профессионализмом.

[1] *Лихачев Д. С.* Поэзия труда библиографа. — В кн.: Библиография в моей жизни. М.: Книга, 1984, с. 43—45.

[2] *Левин В. Л.*, *Левина В. Г.*, *Лебедев Д. В.* Путеводитель для биологов по библиографическим изданиям. Л.: Наука, 1978. 480 с.

Библиографическая сводка включает литературные источники, опубликованные в СССР или содержащие упоминания о находках водорослей на территории СССР, более чем за 200 лет — с 1737 по 1975 г. Издание содержит почти 17 тыс. (16 916+ряд дополнений без новых номеров) литературных источников. Кроме отечественной альгологической литературы, в «Библиографию» включены также работы иностранных авторов, относящиеся к нашей территории, и работы советских специалистов, изучавших водоросли зарубежных стран.

В соответствии с ГОСТом в вып. 6—9 библиографический материал расположен в порядке двух алфавитов — русского и латинского. Работы одного автора даются в хронологическом порядке, а в пределах одного года — по алфавиту названий, после чего помещаются его же работы с соавторами (если общее число авторов не превышает трех) с соблюдением алфавита авторов и хронологии. Работы, имеющие рецензии, снабжены ссылками на них; публикации с названиями, не раскрывающими их альгологического содержания, имеют краткие аннотации с указанием таксонов водорослей, упоминаемых в этих работах.

Все выпуски «Библиографии» имеют сквозную нумерацию публикаций. Поскольку неизбежно обнаруживаются пропущенные ранее работы, в ряде выпусков, включая последний, содержатся «Дополнения» — списки работ за предыдущие годы, случайно не вошедших в соответствующие хронологические разделы. К сожалению, в выпусках (2—5) второго периода «Библиографии» публикации, составляющие эти дополнения, даются не в самостоятельной сквозной нумерации, а под номерами прежних работ, соответствующих по алфавиту и году опубликования, с добавлением «а», «б» и т. д., что затрудняет поиски.

С чисто библиографической стороны рассматриваемое многотомное издание, и последний его выпуск в частности, заслуживает самой высокой оценки. «Библиография советской литературы по водорослям» может служить эталоном научной библиографии по отдельной отрасли знания, но предназначенной для широкого круга специалистов — в данном случае издание рассчитано на альгологов разного профиля: систематиков, флористов, экологов, гидробиологов и других научных и практических работников, соприкасающихся в своих исследованиях с водорослями. Следует указать на большую ценность списков использованных источников, помещенных в конце выпусков третьего периода; в списках приведены сокращенные и полные названия всех изданий — периодических, серийных, сборников и т. п., которые были учтены при составлении «Библиографии».

Впечатляет огромный объем работы, выполненный составителями. Трудно себе представить масштабы того труда, который был вложен в подбор и описание всех (или почти всех) публикаций по заданной теме. Широта охвата по числу (17 тыс.) названий и по времени (238 лет!) вызывает глубокое уважение и благодарность к составителям «Библиографии» и восхищение их «библиографическим патриотизмом», по выражению Лихачева.

Безусловно, наличие полной библиографии не только облегчает работу специалистов, но и является одним из факторов развития альгологии как науки, поддержания ее лучших традиций, способствует расширению круга исследователей как в чисто количественном выражении, так и в территориальном плане, стирая существовавшую ранее границу между «центром» и «периферией». Как служебный аппарат научного исследования рецензируемая «Библиография» полностью соответствует задачам библиографического справочника и не только облегчает и ускоряет работу многих тысяч научных учреждений, но и позволяет выполнить ее на высоком уровне. Мало того, составители «Библиографии» не ограничились только списком публикаций, а сопроводили ее двумя отдельными томами списков водорослей, упомянутых в учтенных публикациях по 1970 г., скромно назвав их «Водоросли. Сводный указатель. . .» (Голлербах, Красавина, 1971; Красавина, Цветкова, 1983). В этом совершенно уникальном издании дан алфавитный перечень латинских родовых и видовых названий водорослей, содержащихся в работах, охваченных всеми выпусками «Библиографии» (кроме одного, за 1971—1975 гг.). При видовых названиях даны ссылки на библиографические номера работ, в которых упомянут этот таксон (согласно

нумерации, принятой в «Библиографии»). Нет нужды говорить о ценности подобного списка, в котором любой исследователь сразу находит все работы, упоминающие интересующий его вид водорослей, и может выяснить, в какой работе он назван впервые и где приводятся описания и рисунки данного вида (такие сведения даны в виде обозначений «о» и «р»). При этом второй том сводного указателя «Водоросли. . .» (Красавина, Цветкова, 1983) содержит еще одно ценное дополнение — указатель авторов таксонов в сокращенной и полной форме. Такой справочный материал, потребовавший от составителей большого и кропотливого труда, очень полезен не только для начинающих, но и для всех специалистов любого ранга и профиля, так как разнобой в этой области, наблюдаемый в печати, чрезвычайно велик.

Просматривая указатель «Водоросли», можно выяснить самые «популярные», т. е. наиболее часто упоминаемые виды водорослей. Ими оказываются *Chlorella vulgaris* (в связи с проблемой ее культивирования) и *Microcystis aeruginosa* (в связи с проблемой «цветения» воды).

В мировой литературе нет подобных изданий. Не случайно «Сводный указатель . . .» 1971 г., как и первые 7 выпусков «Библиографии» (включая выпуск за 1941—1960 гг.), были репринтированы за рубежом в 1976 и 1977 гг. (см. об этом в работе Левина и др., 1978) и таким образом стали достоянием мировой науки.

Помимо прямого справочного назначения, «Библиография» выполняет также роль своеобразной летописи и позволяет проследить историю развития альгологии в СССР в связи с историей нашей страны, наблюдать появление новых имен, новых научных направлений, новых альгологических центров. Интересно, что самой давней работой, вошедшей в «Библиографию», является книга К. Линнея «Flora lapponica» (1737), называющая несколько видов морских водорослей («in mare ad littora Lapponiae»).

Не вдаваясь в обсуждение истории альгологии в СССР, отметим все же основные тенденции ее развития в последние десятилетия. Еленкин в предисловии к «Библиографии» за 1900—1925 гг. (1929) указывает распределение перечисленных в сводке работ как по территории СССР, так и по типам водоемов. Преобладали флористические и гидробиологические работы (преимущественно по пресноводным водоемам СССР), что дало основание автору говорить об «успехах флористической альгологии». Вместе с тем было немало публикаций, посвященных вопросам систематики и описаниям новых видов (работы А. А. Еленкина, А. А. Коршикова, Д. О. Свиренко и др.), лишь изредка встречались материалы по физиологии. За 25 лет вышло 850 работ.

За следующие 10 лет — с 1926 по 1935 г. (Еленкин, Оль, 1935, 1950а, б) была учтена уже 1021 работа. Годы бурного развития советской науки ярко отразились в альгологии: расширилась география исследований, особенно за счет Средней Азии, Севера и Дальнего Востока, усиленно разрабатывались прикладные направления (изучение промысловых водорослей, санитарно-биологические и палеоальгологические исследования), публиковались труды научно-промысловых экспедиций. Своеобразие периода первых пятилеток находит отражение в ряде названий (например: А. О. Таусон «Водоемы Магнитостроя», 1934). Вместе с тем проводились и солидные исследования по систематике водорослей, расширился список физиологических работ, появились первые упоминания о почвенных водорослях.

Следующий выпуск (Голлербах и др., 1966), вышедший после большого перерыва и охватывающий 1936—1940 гг., т. е. только 5 лет, включает 1492 названия. Столь большая цифра получена за счет как расширения исследований за учитываемый период, так и включения «Дополнений» за предыдущие годы. Дополнения были вызваны учетом литературы, относящейся к тем районам, которые вошли в границы СССР с 1940 г. и после Великой Отечественной войны, начиная с самых ранних публикаций по 1940 г. включительно. Этот период — предвоенный — характеризуется также расширением работ по исследованию морей, палеоальгологических исследований. Развитию гидростроительства обязано появление работ по водорослям водохранилищ. Знаменательно также издание первых определителей водорослей.

За следующие 20 лет (1941—1960 гг.) учтены 3224 работы (Красавина, 1968) — почти столько же, сколько за все предыдущие годы. Увеличился круг исследователей, расширились тематика и география исследований. Большое место — 22 % всех работ — занимают здесь морские альгологические исследования, что в значительной мере обусловлено созданием ряда стационаров и организацией крупных морских экспедиций, включая антарктические. В связи с осуществлением в этот период программы борьбы с засухой и строительства прудов и водоемов проведено много исследований по их альгофлоре (они составляют 7 % всех публикаций). Появились первые работы по массовому культивированию водорослей. Вместе с тем в этот период возникает усиливающийся в дальнейшем «информационный шум» — повторение публикаций авторов под одним и тем же или сходным названиями с близким или одним и тем же содержанием: явление, обусловленное, по-видимому, требованиями о накоплении печатных работ перед защитой диссертаций.

В выпуске «Библиографии» за 1961—1970 гг. (Красавина и др., 1983) содержится 6723 названия, т. е. общее число публикаций, приходящееся на год, возросло в 2 раза. При этом около 40 % всех работ посвящено вопросам физиологии и биохимии водорослей, около 20 % занимает палеоальгология, около 15 % — изучение морских водорослей и только 15 % приходится на все направления в изучении водорослей естественных пресноводных водоемов и почв.

Наконец, выпуск «Библиографии» за 1971—1975 гг. (Красавина и др., 1978), включающий 3157 работ, тоже показывает преобладание исследований по физиологии и биохимии водорослей, а также, что значительное место уделено работам по культивированию, по изучению водорослей морей и водохранилищ, по биологической продуктивности озер и использованию водорослей в очистке сточных вод. Довольно значительно — более 5 % — число публикаций по почвенной альгологии. Можно пожалеть, что авторы последнего выпуска исключили из учета все работы по ископаемым водорослям. Оправданием служат, вероятно, обширность относящихся сюда публикаций и их разбросанность по многочисленным изданиям небиологического профиля.

Таким образом, даже беглый анализ библиографических сборников выявляет направления, не получившие должного развития в отечественной альгологии. Таким направлением, например, в настоящее время является, безусловно, систематика. Неоднократно отмечалось в печати и в резолюциях ботанических съездов неблагополучное положение систематики водорослей, резко отстающей от требований, предъявляемых к ней народным хозяйством, и от мирового уровня. «Библиография» наглядно подтверждает этот вывод. Так, в выпуске за 1971—1975 гг. (Красавина и др., 1978) содержится всего 125 работ по систематике (меньше 3 % от общего числа работ), и среди них только 17 монографических обработок отдельных таксонов водорослей и лишь 3 определителя. Как известно, до сих пор определители по ряду водорослей отсутствуют.

Естественно, что в столь большой работе, продолжавшейся три четверти столетия, не обошлось без упущений и недочетов. Можно сделать следующие замечания. Специфика первого и большей части второго периодов издания — расположение учитываемых публикаций в порядке латинского алфавита; с этим связан перевод фамилий авторов и названий работ на немецкий язык или на язык помещенных в них резюме. В этом был и положительный смысл (доступность для зарубежных альгологов), но возникли и отрицательные последствия: отсутствие логики в расположении работ и трудности нахождения многих русских фамилий в латинском алфавите (например, начинающихся шипящими согласными).

Разные выпуски оказались неравноценными по охваченной ими территории, о чем вначале трудно догадаться. Так, вып. 1 включил работы в границах Российской империи, выпуски второго периода издания — в рамках послереволюционного периода, хотя до 1917 г. были учтены русские работы в дореволюционное время. Вып. 6—9, как уже указывалось, приурочены к территории в границах, сложившихся с 1940 г. и после Великой Отечественной войны. Отсюда — большой объем «Дополнения 3», охватывающего ранее не учтенную литературу, и соответственно большой объем работы, выпавшей на долю автор-

ского коллектива под руководством Голлербаха и выполненной тщательно и мастерски.

Создалась путаница в последовательности выхода двух последних выпусков: сначала вышел выпуск за 1971—1975 гг., напечатанный ротапринтом, а потом выпуск за 1961—1970 гг. — высокая печать. Это привело к тому, что вышедший ранее выпуск остался вне указателя «Водоросли» (1983). Несмотря на очень тщательный подбор материалов, все же не обошлось без пропусков. Неучтенными оказались некоторые публикации, помещенные в местных непериодических сборниках или в трудах международных конгрессов и совещаний.

Известные неудобства в пользовании библиографией создает расположение работ, имеющих более трех авторов, — по алфавиту названий работ, а не по фамилиям. Но это не упрек составителям, а сожаление, что ГОСТы не всегда улучшают работу. Главное же замечание касается прекращения составления и публикации «Библиографии». За 10 лет (1976—1985 гг.) опять накоплен большой научный материал, требующий учета и популяризации.

Следует признать, что «Библиография советской литературы по водорослям» — один из капитальных трудов, созданных Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР (и изданных Библиотекой АН СССР), и наряду с «Флорами» и «Определителями» входит в золотой фонд ботанической науки. Мы уже отмечали и еще раз подчеркиваем, что подобной сводки нет в мировой литературе. Столь продолжительный труд по изданию «Библиографии», осуществляемый лабораторией альгологии БИНа и направленный на всемерное развитие советской науки, — свидетельство лучших традиций Ленинградской школы ботаников.

Ботаническому институту АН СССР и Библиотеке АН СССР необходимо продолжить выпуск столь важного, уникального издания. Ниже приводится список выпусков «Библиографии по водорослям» и «Указателей» к ним.

[1] *Гайдуков Н. М.* Литературные источники к русской флоре водорослей. — Бот. зап., Изд-во при СПб. ун-те, 1901, вып. 17. 126 с. — [2] *Еленкин А. А., Оль Л. А.* Библиография альгологических трудов в пределах СССР с 1900 по 1925 г. включительно. — Тр. Гл. бот. сада, 1929, т. 42, вып. 1, с. I—IV+139 с. — [3] *Еленкин А. А., Оль Л. А.* Библиография альгологических трудов в пределах СССР с 1926 по 1930 г. включительно. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1935, сер. 2, вып. 2, с. 171—255. — [4] *Еленкин А. А., Оль Л. А.* Библиография альгологических трудов в пределах СССР с 1931 по 1935 г. включительно. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1950, сер. 2, вып. 5, с. 95—155. — [5] *Еленкин А. А., Оль Л. А.* Дополнительные данные по библиографии альгологических трудов в пределах СССР. Дополнение 2. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1950, сер. 2, вып. 6, с. 5—22. — [6] *Голлербах М. М., Еленкин А. А., Красавина Л. К., Оль Л. А.* Библиография советской литературы по водорослям за 1936—1940 гг. (с дополнением за предыдущие годы). Л.: БАН СССР, 1966. 169 с. — [7] *Красавина Л. К.* Библиография советской литературы по водорослям за 1941—1960 гг. Л.: БАН СССР, 1968. 343 с. — [8] *Красавина Л. К., Цветкова Н. Н., Матвеевская И. Н.* Библиография советской литературы по водорослям, 1971—1975 гг. Л.: БАН СССР, 1978. 515 с. — [9] *Красавина Л. К., Цветкова Н. Н., Матвеевская И. Н., Дмитриева Т. А.* Библиография советской литературы по водорослям, 1961—1970. Л.: БАН СССР, 1983. 580 с. — *Голлербах М. М., Красавина Л. К.* Водоросли. Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1737—1960 гг. Л.: БАН СССР, 1971. 623 с. — *Красавина Л. К., Цветкова Н. Н.* Водоросли. Указатель к «Библиографии советской литературы по водорослям. 1961—1970». Л.: БАН СССР, 1983. 460 с.

Э. А. Штина.

Кировский сельскохозяйственный институт.

Получено 11 IV 1985.

CONTENTS

Page

Kolakovsky A. A. Carpology of the *Campanulaceae* and problems in their taxonomy . . 1155

Syomkin B. I., Petropavlovsky B. S., Koshkaryov A. V., Varchenko L. I., Usoltseva L. A. On the method of multidimentional analysis of the correlation between the vegetation and ecological factors 1167

Boch M. S. On the classification of mire vegetation (as examplified by Sphagnum bogs of the North-West of RSFSR) 1182

Iljinskaja I. A. Paleogene floras of Kiin-Kerish Mountain (Eastern Kazakhstan) and their new species 1193

COMMUNICATIONS 1203

Takhtajan A. L., Shilkina I. A., Yatsenko-Khmelevsky A. A. Wood anatomy of *Didymeles madagascariensis* in the connection with the systematic status of the family *Didymelaceae*. (1203). — **Trifonova S. N.** Comparative anatomy of the fruits of the genus *Kobresia* (*Cyperaceae*) and its significance for the systematics. (1206). — **Budantzev A. L.** Chromosome numbers and some problems in the systematics of the genus *Dracocephalum* (*Lamiaceae*). (1211). — **Tamberg T. G.** Variability of characters of the inflorescence in *Leucanthemum vulgare* (*Asteraceae*) in natural populations. (1218). — **Simonenko V. K.** Dynamics of ultrastructure development of pollen grain and its sporoderm in *Helianthus annuus* (*Asteraceae*) (1222). — **Petrov V. V., Dyrenkov S. A.** Dormant viable seed content in the soil of an old virgin spruce forest. (1227). — **Zlobin Y. A., Tshumakova E. A.** Ephemeroids of broad-leaved forest under the conditions of recreation. (1231). — **Vekhov N. V., Kuliev A. N.** Distribution of the hydrophilous plants in North Timan, Malozemelskaya and in west Bolshezemelskaya tundras. (1241). — **Neskriabina E. S.** Seasonal development of meadow and psammophytic-steppe vegetation in Khoper Reserve. (1249). — **Kulumbaeva A. A.** New data on phytoplankton of kirgizian lakes Issyk-Kul and Songkel. (1257).

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1262

Samylina V. A., Srebrodolskaya I. N. New species of the genus *Phoenicopsis* from the Mesozoic of the Asiatic part of the USSR. (1262). — **Vikulin S. V., Pneva G. P.** *Nyssa zhilinii* (*Nyssaceae*) — a new tertiary species from Pasekovo (Middle-Russian Upland) and Ashutas (Eastern Kazakhstan). (1266). — **Kluykov E. V.** A new species of the genus *Hyalolaena* (*Umbelliferae—Apioideae*) from Central Tien Shan. (1271).

FLORISTIC FINDINGS 1274

Shevchic V. L. A new locality of *Hydrocotyle vulgaris* (*Apiaceae*) in the european part of the USSR. (1274).

ANNIVERSARIES 1278

Tsvelev N. N. K. F. Ledebour (1785—1851) and his «Flora rossica». (1278).

OBITUARIES 1282

Yakovlev M. S., Batygina T. B. Vera Alexeyevna Poddubnaya-Arnoldi (1902—1985). (1282). — **Batygina T. B., Yakovlev M. S., Vassilyev A. E.** Svetlana Alexandrovna Reznikova (1932—1985). (1283).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1285

Shtina E. A. (*A review*). Bibliography of the Soviet literature on algae. 1961—1970. 1983. (1285).

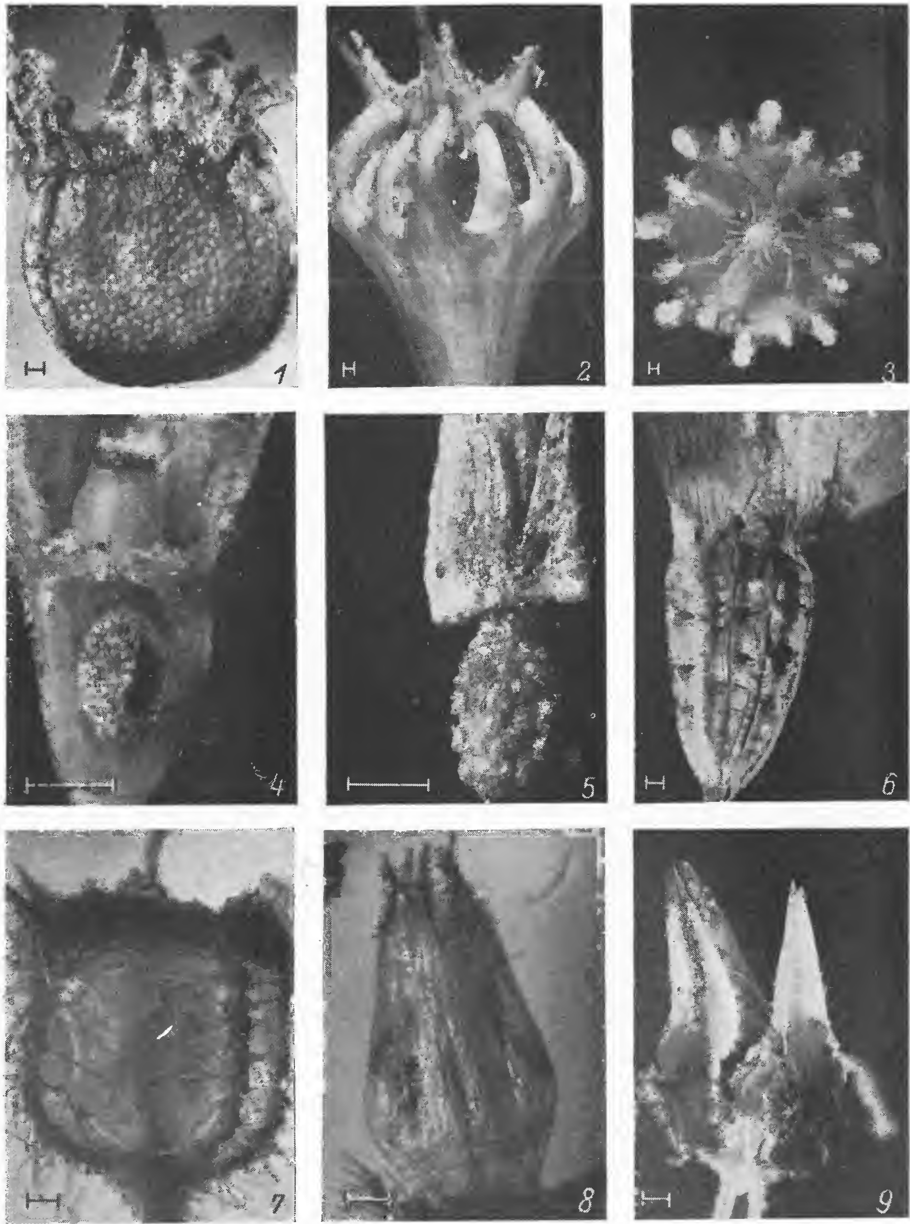


Таблица. Плоды колокольчиковых: безаксикорновые (*1—15*), аксикорновые (*16—36*). В левом нижнем углу каждой фотографии масштабная линейка, соответствующая 1 мм.

1 — *Campanumoea inflata*, внешний вид плода; *2*, *3* — *Ostrowskia magnifica*, общий вид коробочки и поперечный разрез; *4* — *Roella lightfootioides*, продольный разрез коробочки; *5* — *Siphocodon spathioides*, отпавшая часть коробочки с зубцами чашечки и одним висячим семенем; *6* — *Musschia aurea*, общий вид коробочки с трещинами; *7* — *Echinocodon primulifolium*, общий вид коробочки на просвет; *8* — *Cyananthus linifolius*, коробочка, развившаяся из верхней завязи; *9* — *Codonopsis clematidea*, верхняя часть с расходящимися створками коробочки.

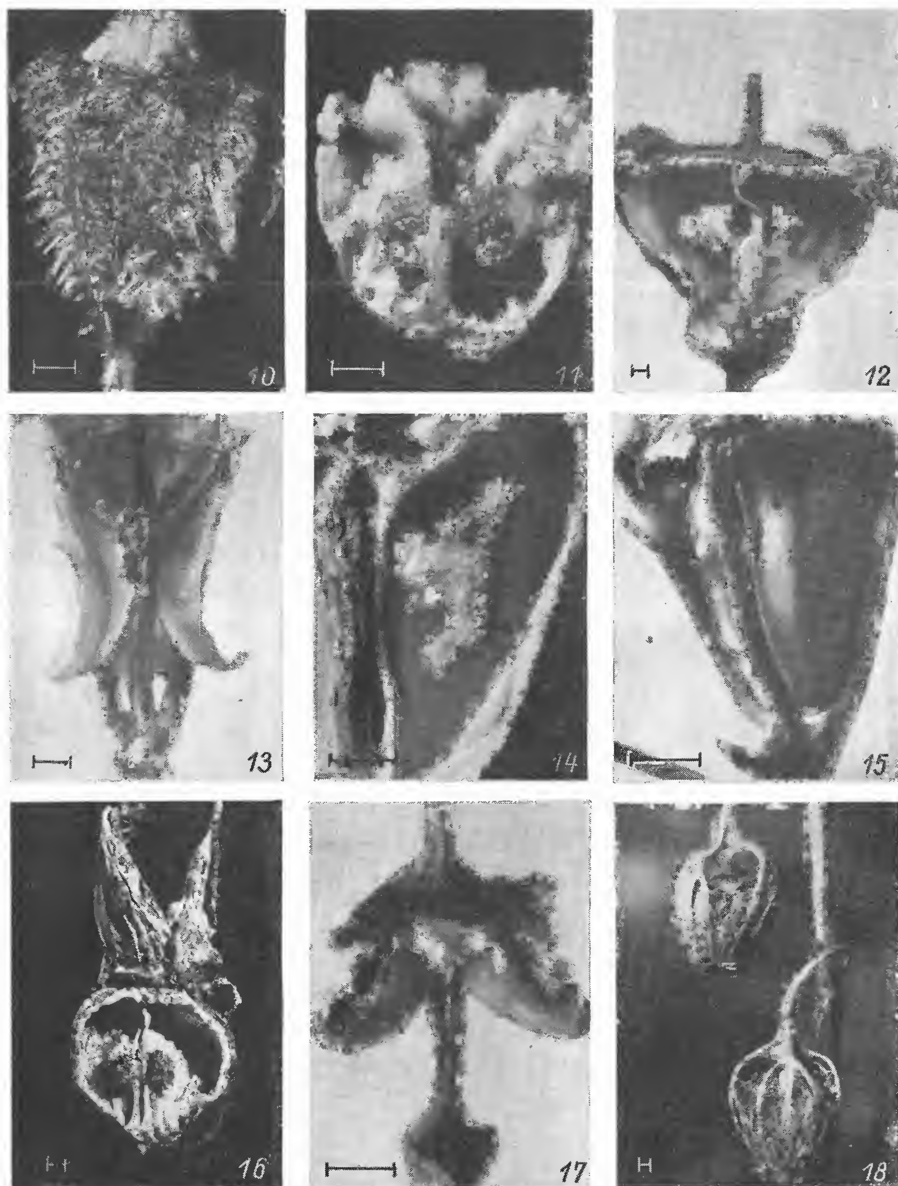


Таблица (*продолжение*)

10 — *Wahlenbergia capensis*, общий вид коробочки с верхушками створок; *11* — *W. nummularia*, продольный разрез коробочки с расходящимися верхушками створок; *12* — *Azorina vidalii*, продольный разрез коробочки; *13*, *14* — *Annaea hieracioides*, продольный разрез коробочки с расходящимися основаниями створок и семеносец; *15* — *Theodorovia karakuschensis*, отделение створок от скелетных жилок коробочки; *16* — *Campanula latifolia*, продольный разрез коробочки с аксикорнами и семеносцами; *17* — *C. paradoxa*, расходящиеся от осевой колонки аксикорны; *18* — *C. trachelium*, общий вид коробочек с открытыми аксикорновыми щелями.

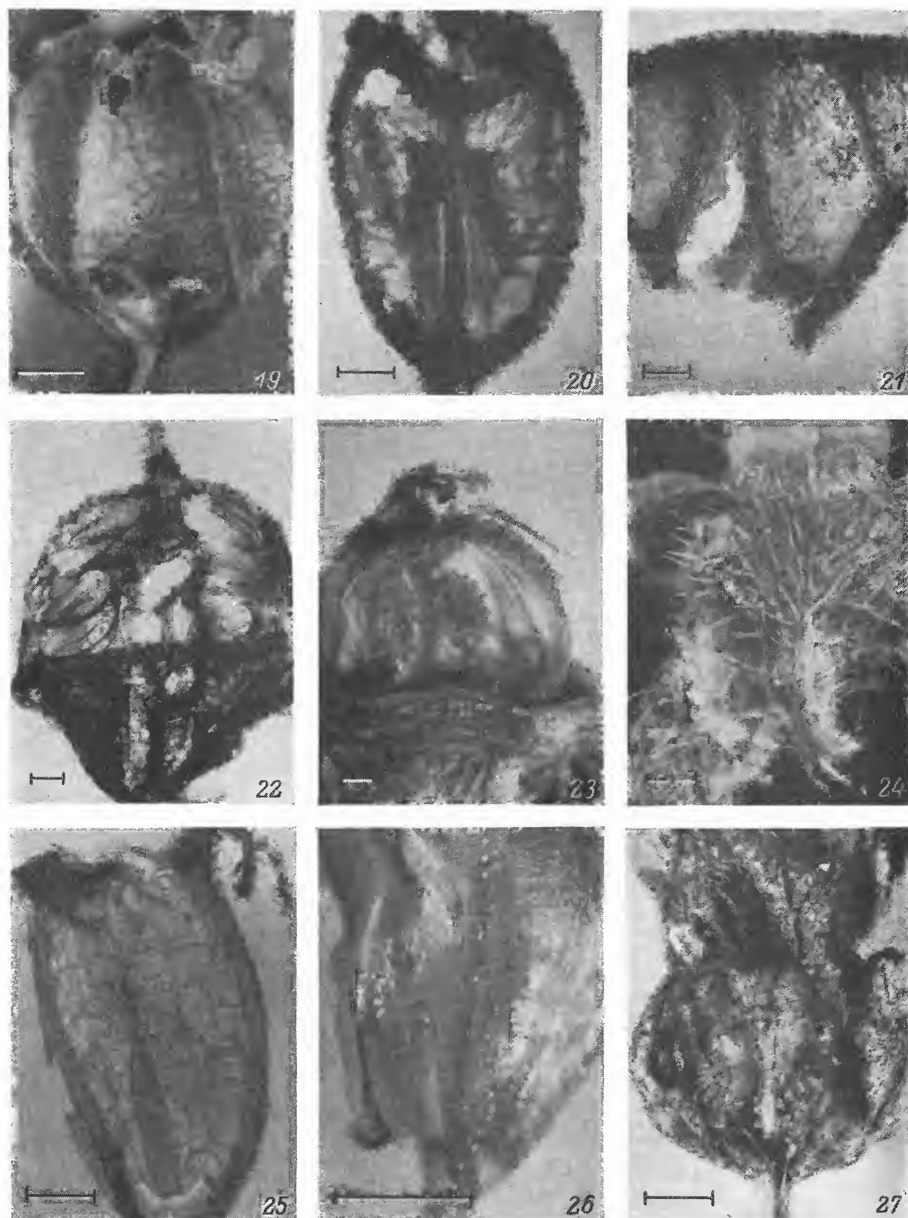


Таблица (*продолжение*)

19 — *Campanula trachelium*, аксикорновая щель; *20* — *C. rapunculoides*, продольный разрез коробочки с осевой колонкой, аксикорнами и семеносцами; *21* — *Hemisphaera doluchanovii*, наружная стенка коробочки с просвечивающим широконосиковым аксикорном; *22* — *H. tridens*, коробочка, с конусовидной «чашечной» частью и полусферической «цветоложной», с удаленной покровной тканью, отчего хорошо видны семена; *23* — *Phyteuma tetramerum*, вид коробочки сбоку, сидящий на оси соцветия; *24* — *Roucela erinus*, вид коробочки снаружи с аксикорновой щелью; *25* — *Astrocodon kruhseanus*, боковая стенка коробочки с просвечивающим аксикорном; *26* — *Peracarpa carnosa*, основание коробочки с выдающимся носиком аксикорна; *27* — *Sergia sewerzowii*, продольный разрез коробочки с осевой колонкой и аксикорнами.

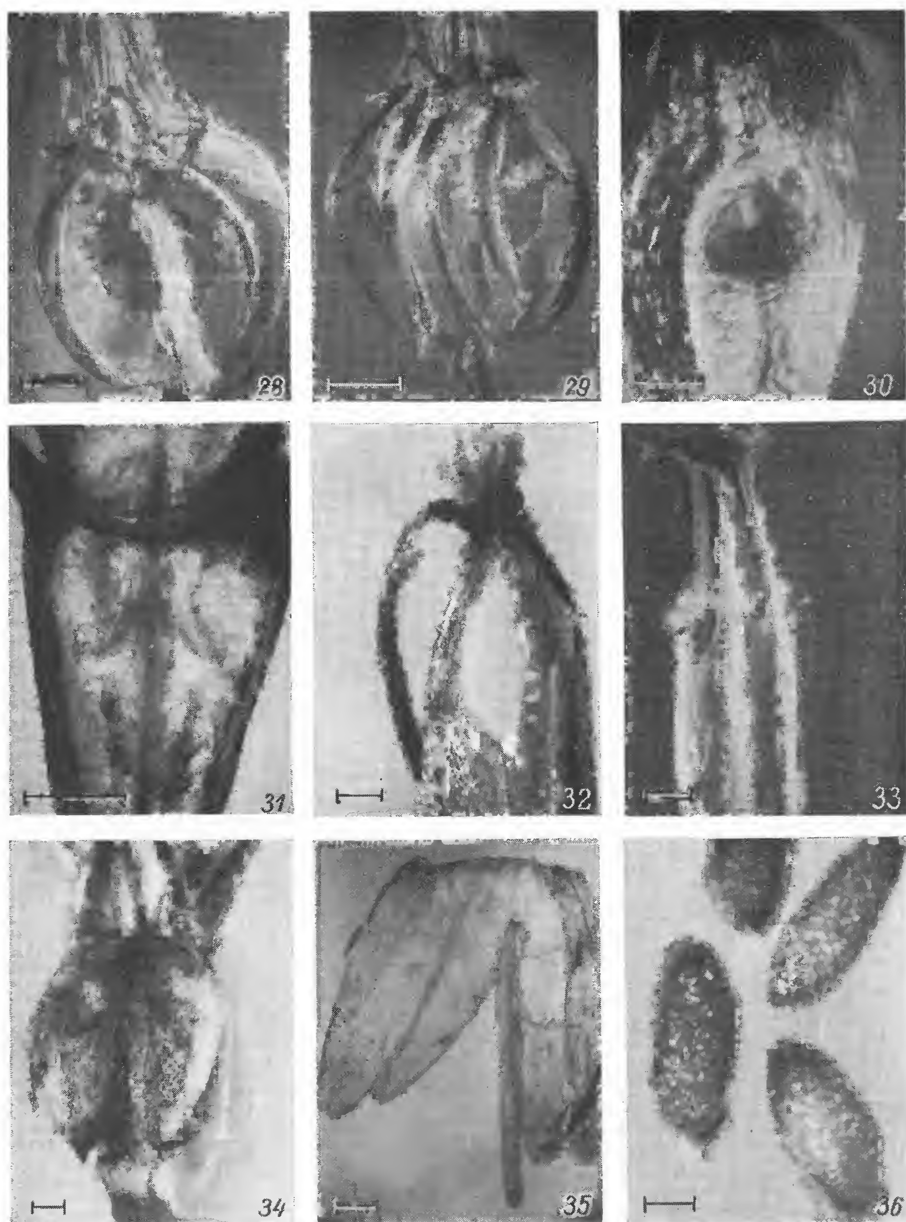


Таблица (*продолжение*)

28, 29 — *Hyssaria lehmanniana*, общий вид коробочки сзади и спереди с аксикорном и дырочкой; *30* — *Neocodon persicifolius*, аксикорновый ступенчатый клапан, вид снаружи; *31* — *N. lambertianus*, продольный разрез коробочки с осевой колонкой и двумя аксикорновыми клапанами; *32* — *Legousia falcata*, верхняя часть коробочки с аксикорновыми плоскими клапанами; *33* — *Cylindrocarpa sewerzowii*, верхняя часть коробочки с аксикорновым плоским клапаном; *34—36* — *Sachokiella macrochlamys*, общий вид коробочки с лепестковидно приподнимающимися створками, створки и аксикорн в отдельности, семена.

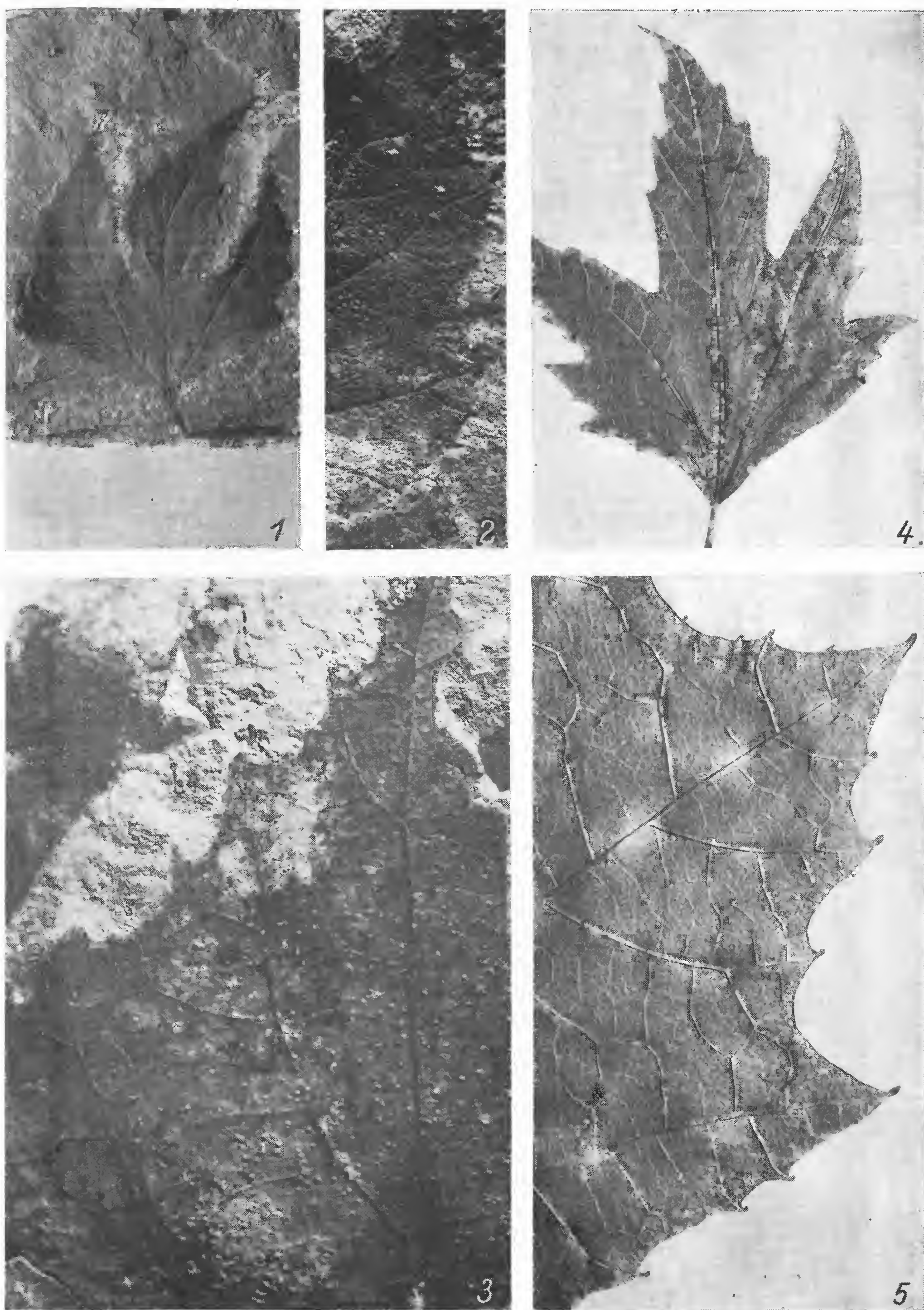


Таблица I. Олигоценовый *Platanus vassiljevii* (*1—3*) и близкие к нему современные виды *P. orientalis* (*4*) и *P. occidentalis* (*5*).

1 — голотип, отп. 14, колл. 99 А; *2* — его противоотпечаток 14А, ×3; *3* — деталь крупного листа, отп. 44А, колл. 999А, ×3 (его натуральную величину см. табл. II, *2*); *4* — Fl. Graeca exiccata N 1174 (LE); *5* — Virginia flora, 1871, A. H. Curtiss, ×2.

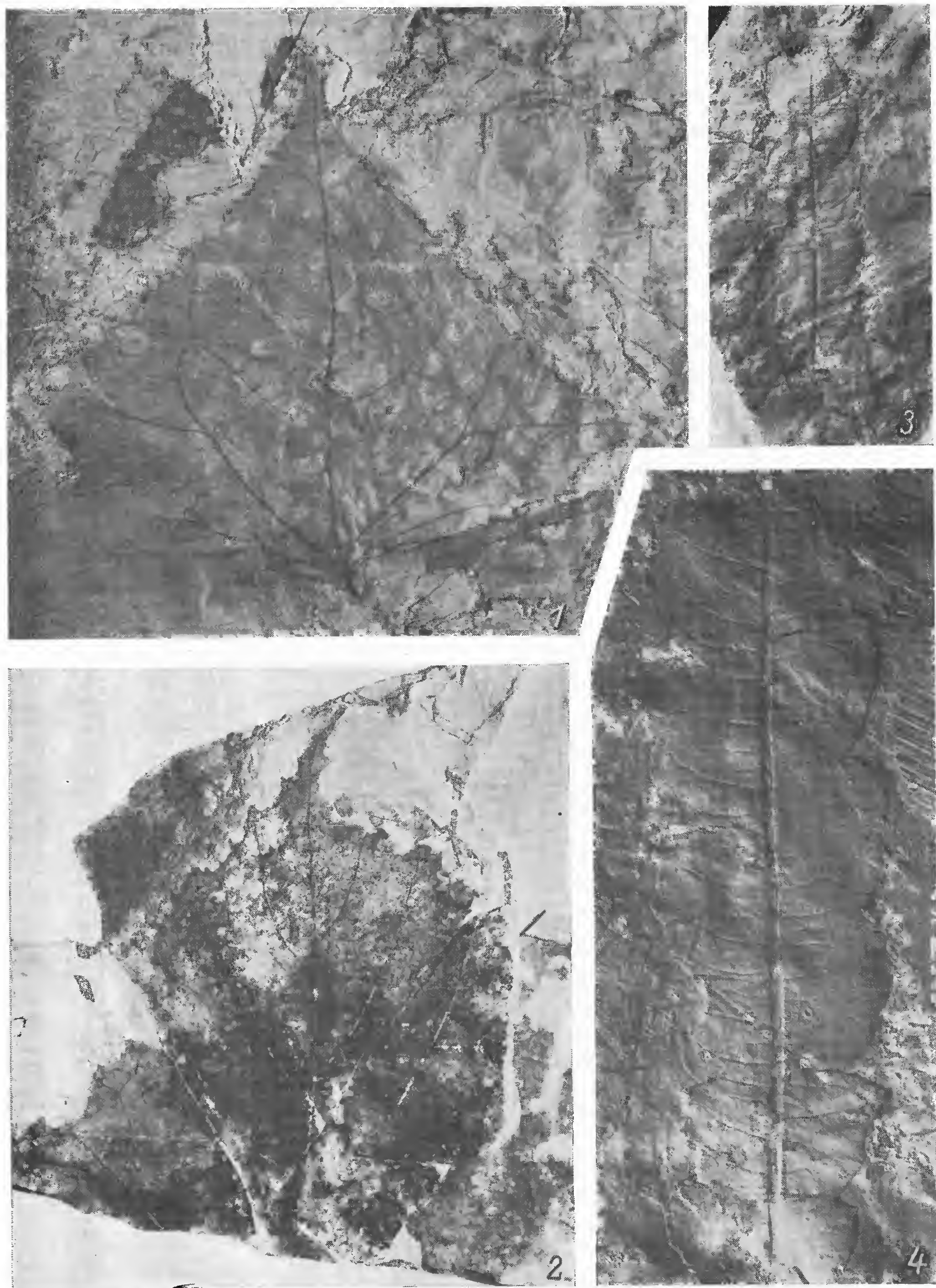


Таблица II. Виды эоценовой флоры *Hibiscus kalmakpaica* (*1*) и *Comptonia* sp. ex gr. *C. acutiloba* (*3*, *4*) и олигоценовый *Platanus vassiljevii* (2).

1 — отп. 62а, колл. 326; *2* — отп. 44Аа, колл. 999А (его деталь см. табл. I, *3*); *3* — отп. 52, колл. 326; *4* — то же, ×2.5.

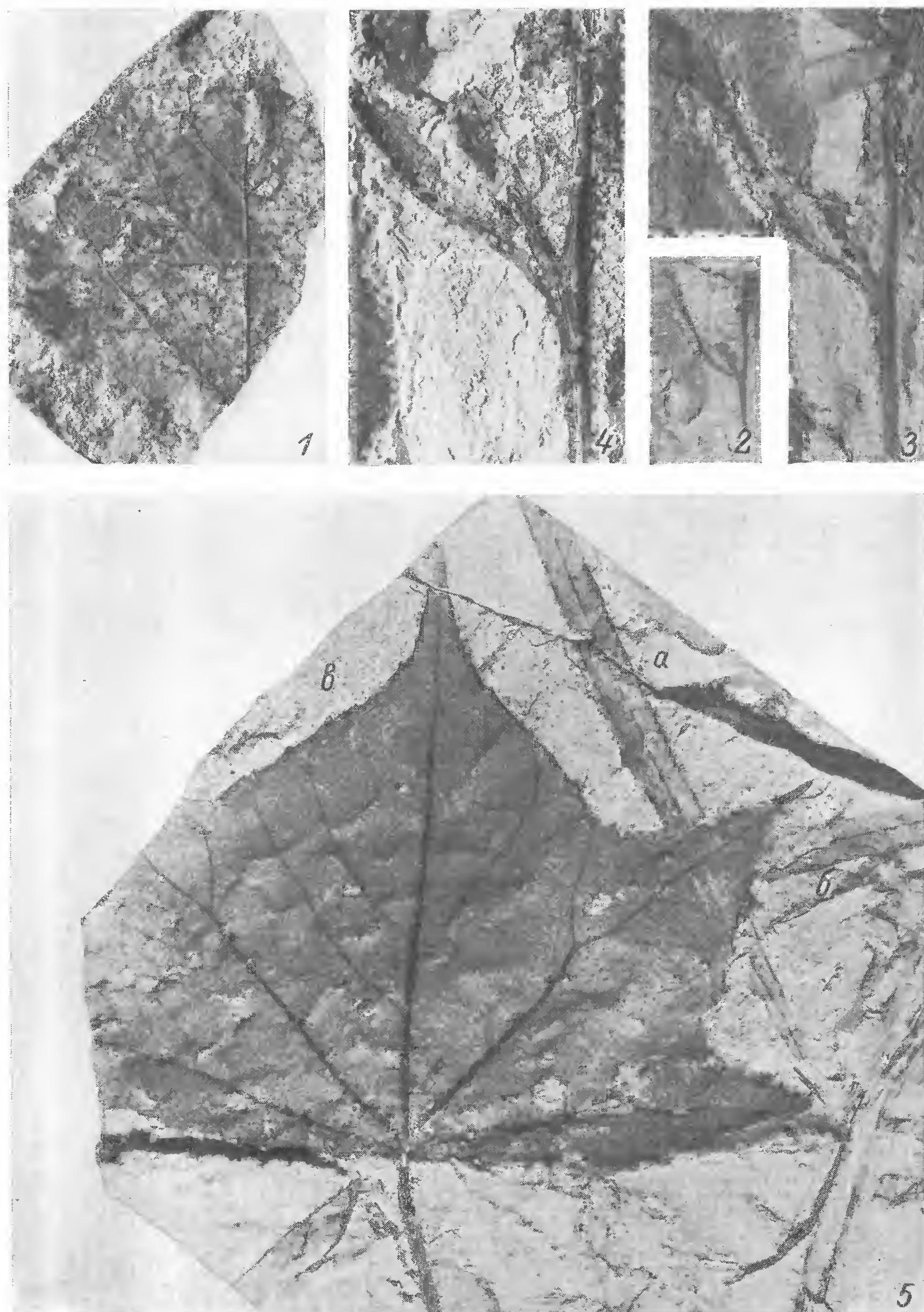


Таблица III. *Platanus vassiljevii* (*1*) и характерные виды эоценовой флоры болотного носорога *Eucalyptus borissovii* (*2—5*, *а*, *б*) и *Hibiscus neuburgiae* (*5*, *в*).

1 — отп. 120, колл. 4337; *2* — отп. 14, колл. 998Г, фрагмент тонкой веточки с нераспустившимся соцветием в пазухе листа; *3* — то же, ×2.5; *4* — то же соцветие, ×5; *а*, *б* — отп. 1, колл. 998, листья, близкие к голотипу; *в* — типичный лист.

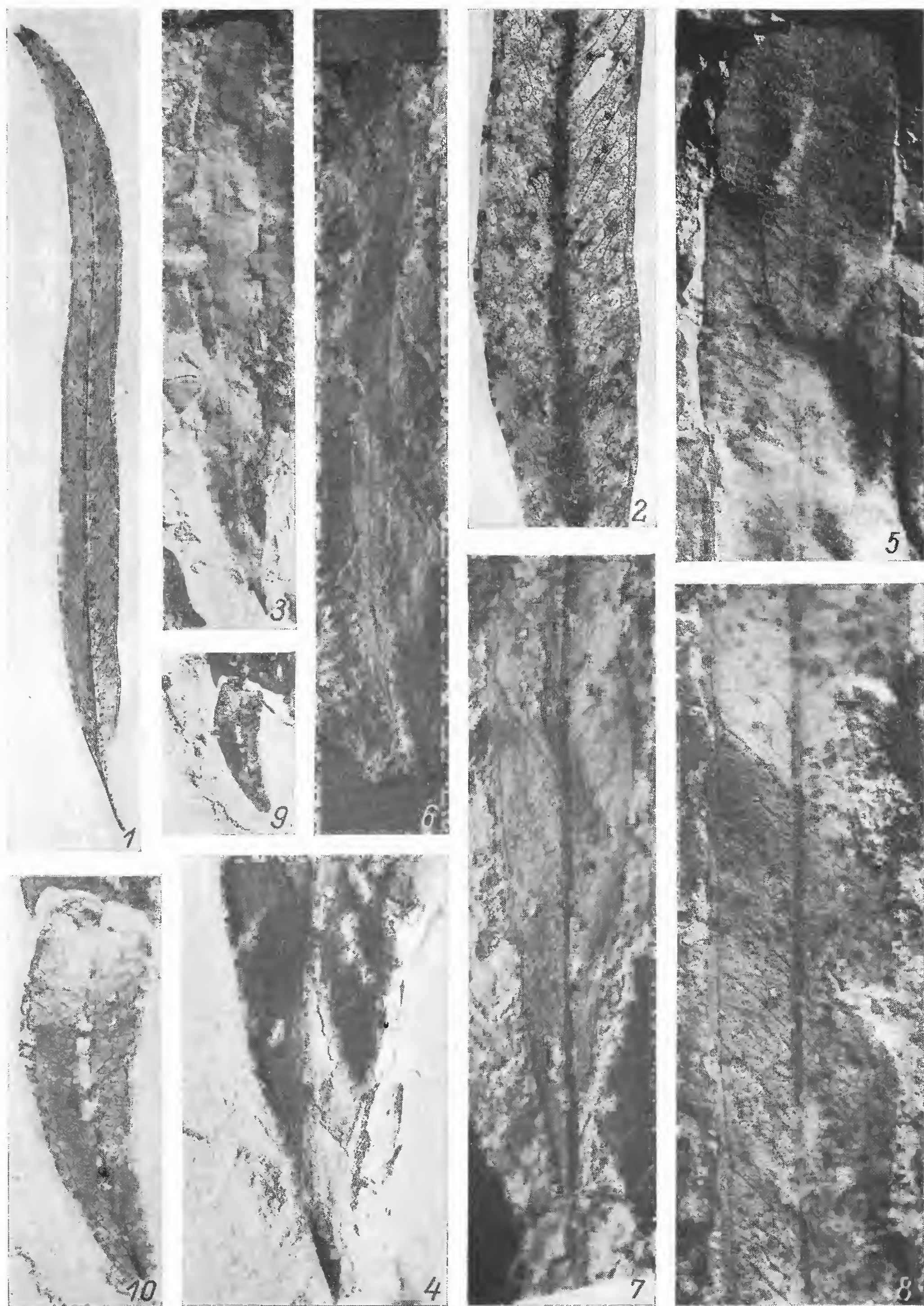


Таблица IV. Листья современного *Eucalyptus camaldulensis* (*1*, *2*) и палеогенового *E. borissovii* (*3—10*).

1 — Вьетнам, Чинь-Динь-Тхань, № 6854; *2* — то же, фрагмент, ×3; *3* — отп. 5, колл. 998; *4* — то же, основание, ×3; *5* — то же, верхняя часть, ×3; *6* — голотип, отп. 73а, колл. 998а; *7* — то же, основание, ×5; *8* — то же, средняя часть, ×5; *9* — отп. 38б, колл. 999; *10* — то же, ×3.

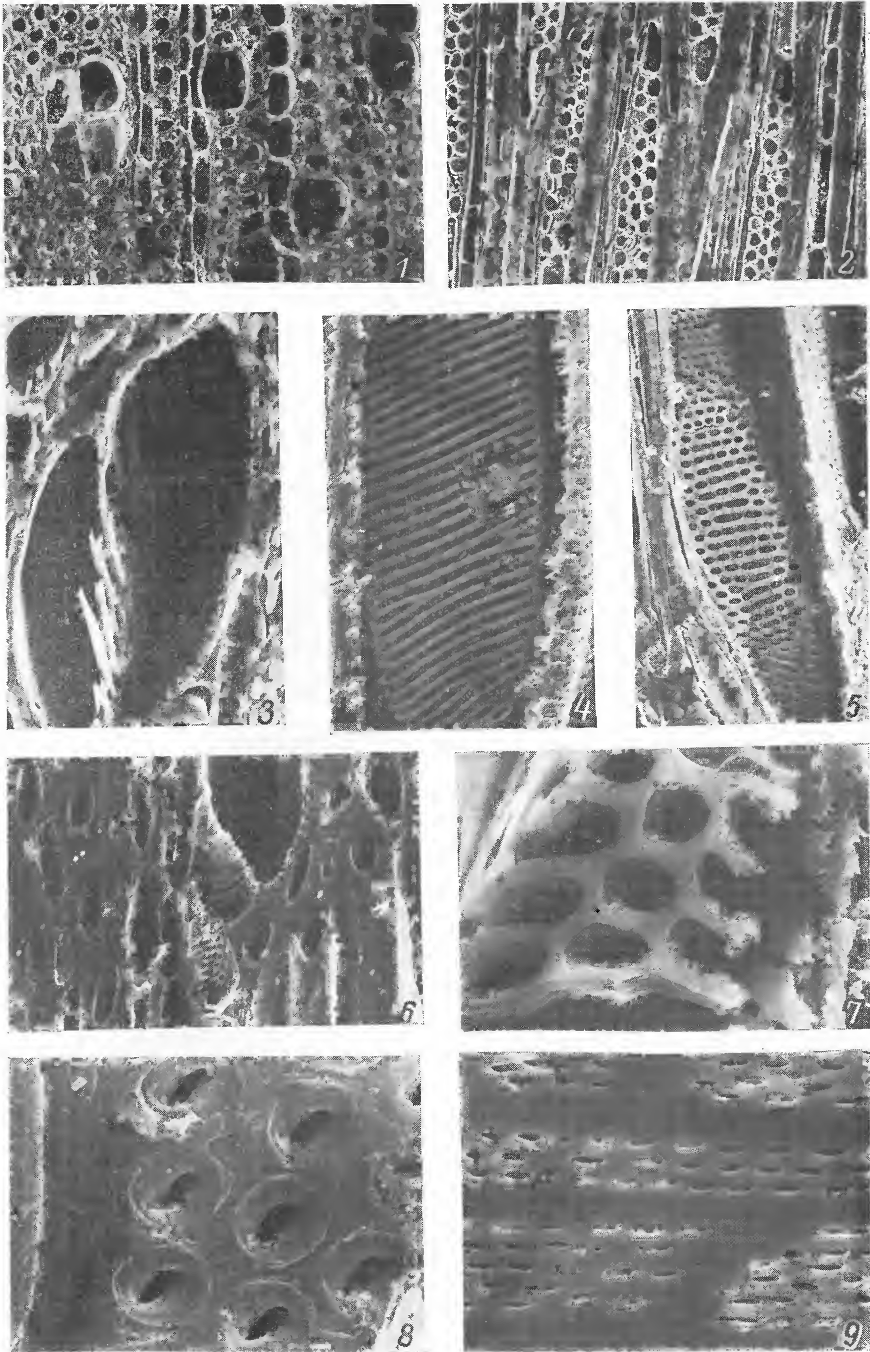


Таблица. *Didymeles madagascariensis.*

1 — поперечный срез, ×100; *2* — тангентальный срез, ×100; *3* — контакт двух сосудов на косом поперечном срезе, ×300; *4* — радикальный срез; лестничная перфорация, ×360; *5* — сетчатая перфорация ×300; *6* — косой и поперечный срез, ×150; *7* — участок сетчатой перфорации на клювике членика сосуда, ×1500; *8* — межсосудистая поровость: окаймленные поры с косыми отверстиями ×2700; *9* — поры между стенкой сосуда и лежачими клетками луча со стороны стенки сосуда, ×550.

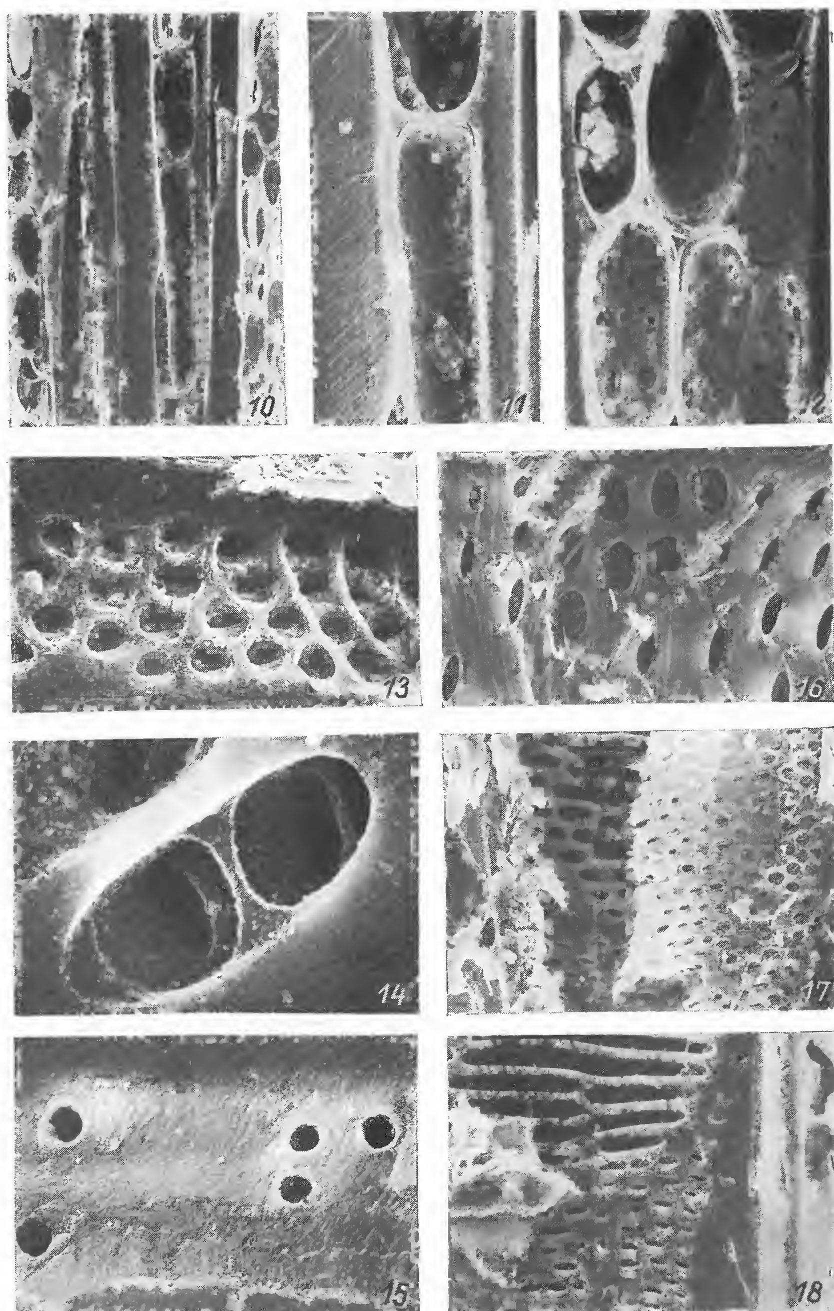
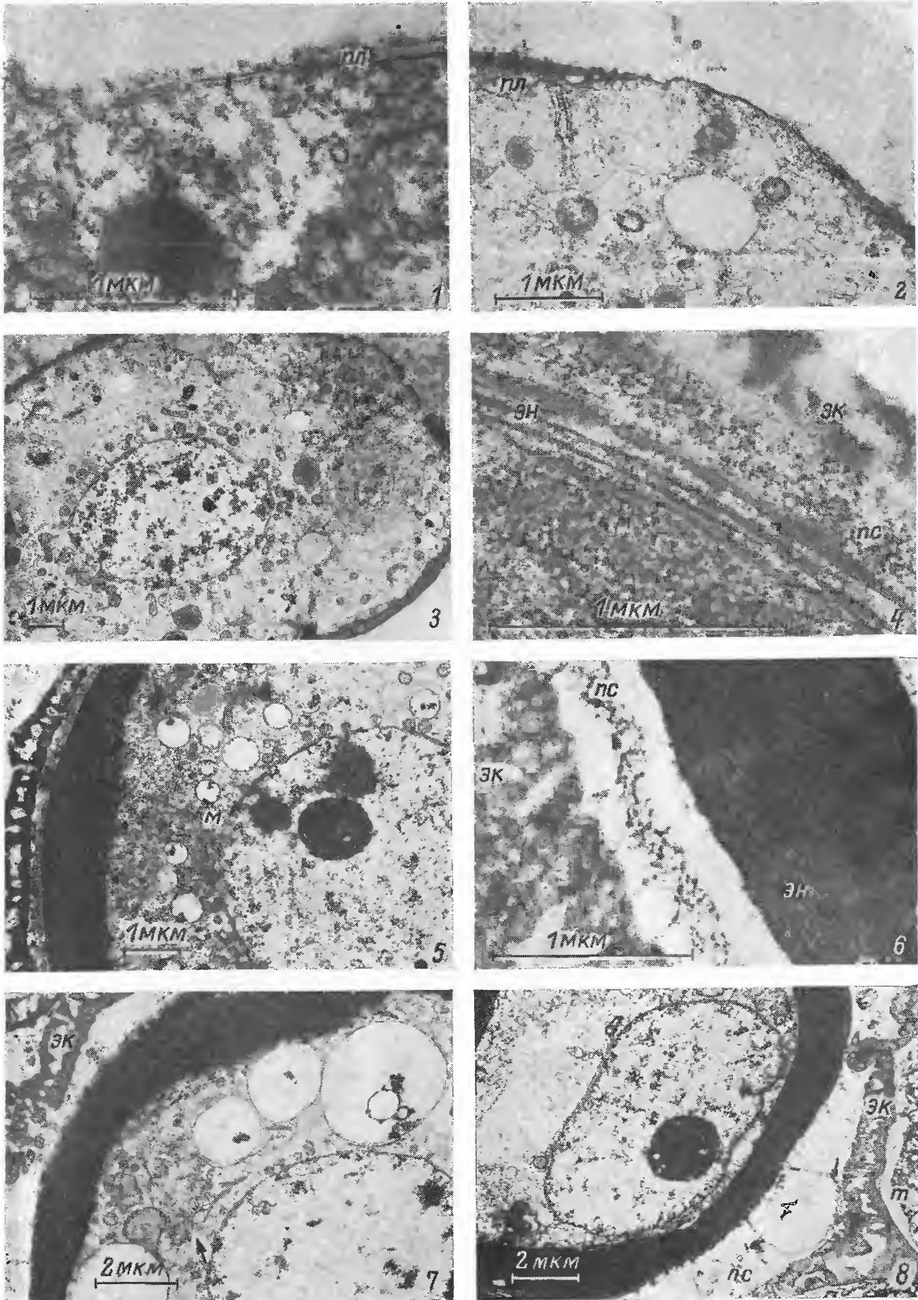


Таблица (*продолжение*)

10 — тангентальный срез: сердцевинные лучи, ×200; *11* — то же: стоячая клетка луча с мелкими простыми порами на тангентальной стенке, ×500; *12* — то же: многочисленные простые поры на тангентальных стенках лежачих клеток луча, ×500; *13* — односторонне сложные поры между клетками луча (лестничная пора) и стенками сосуда (окаймленные поры), ×1300; *14* — то же при большем увеличении, ×5000; *15* — простые поры на горизонтальных стенках клеток лучей, ×1600; *16* — простые поры между стенкой сосуда и клеткой луча (крупные, овальные, *в средней части снимка* — поры со стороны клетки луча), ×1500; *17* — межсосудистая поровость — срез на разных уровнях, ×500; *18* — окончание членика сосуда — основание клювика, *справа* — поры на стенках волокон, ×500.



Таблица

1 — фрагмент клетки тетрады, видно образование примэкзины на плазмалемме клетки; *2* — участок клетки поздней тетрады в районе будущей апертуры, непосредственно под плазмалеммой располагаются цистерны ЭР, отсутствующие в районе будущей поры; *3* — клетка поздней тетрады перед освобождением от каллозной оболочки; *4* — молодые эктэкзина и эндэкзина пыльцевого зерна; *5* — фрагмен одноядерного пыльцевого зерна на стадии ранней вакуолизации; *6* — спородерма пыльцевого зерна на стадии полного развития центральной вакуоли, состоящая из эктэкзины ячеистой структуры, темноокрашенной эндэкзины и фибриллярного прокладочного слоя между ними; *7* — средняя стадия вакуолизации цитоплазмы пыльцевого зерна, виден участок со скоплением полисом (*стрелка*); *8* — фрагмент одноядерного пыльцевого зерна и тапетума в начале образования центральной вакуоли, *пл* — плазмалемма, *эн* — эндэкзина, *эк* — эктэкзина, *пс* — прокладочный слой, *м* — митохондрия, *т* — тапетум.

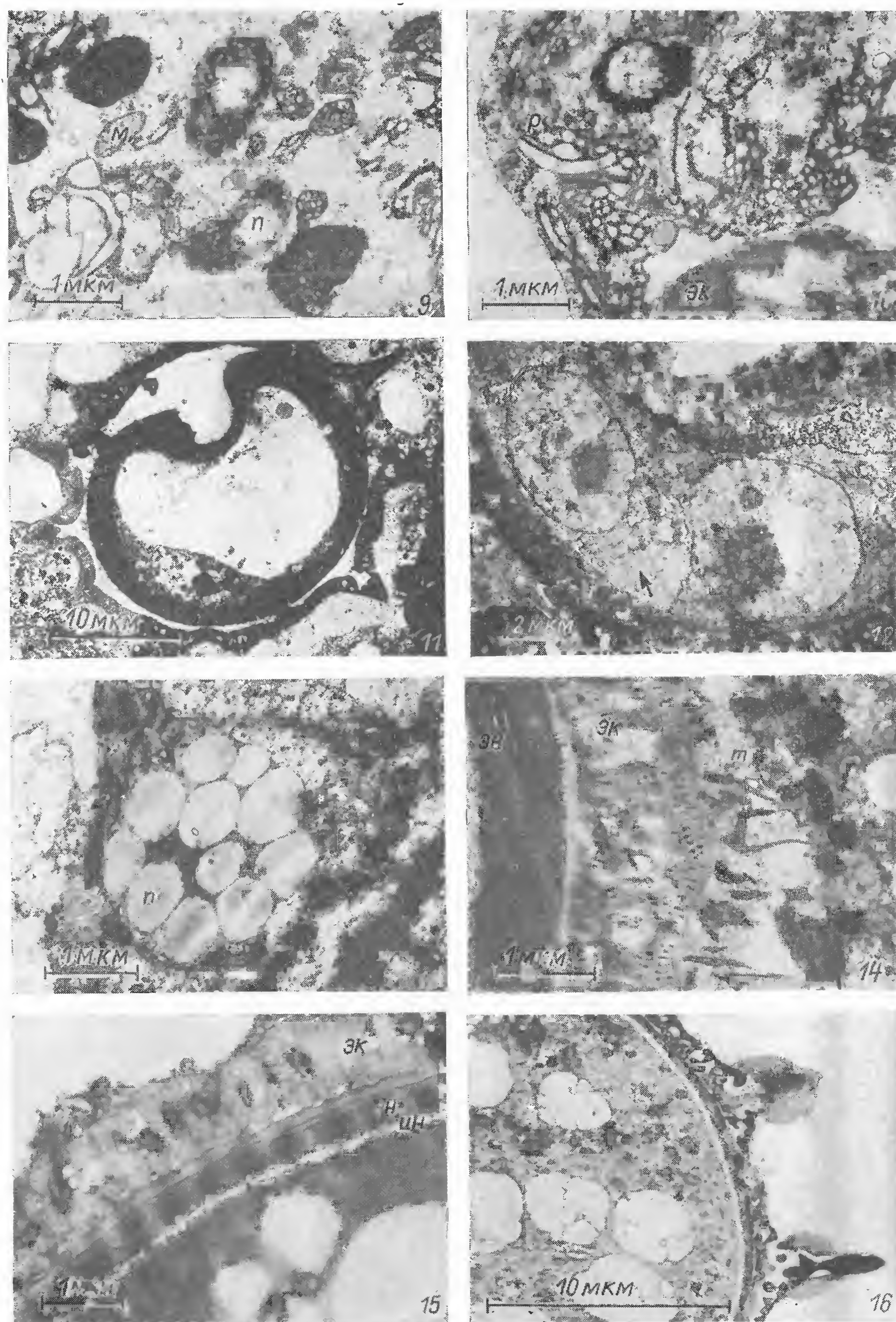


Таблица (*продолжение*)

9 — пластиды и митохондрии тапетального плазмодия, окружающего одноядерное пыльцевое зерно; *10* — участок анастомозирующего ЭР тапетального плазмодия на стадии вакуолизированного пыльцевого зерна; *11* — одноядерное пыльцевое зерно с центральной вакуолью; *12* — вегетативное ядро и генеративная клетка (*стрелка*) двуклеточного пыльцевого зерна; *13* — участок тапетального плазмодия, примыкающий к экзине созревающего пыльцевого зерна; видны пластиды, ЭР и липидные образования; *14* — ламеллоподобные структуры, образованные тапетальным плазмодием, контактирующие с экзиной пыльцевого зерна; *15* — спородерма зрелого пыльцевого зерна, видны эктэкзина, эндэкзина и интина; *16* — фрагмент зрелого пыльцевого зерна. *ин* — интина, *п* — пластида, *эр* — эндоплазматический ретикулум; остальные обозначения как в первой части таблицы.

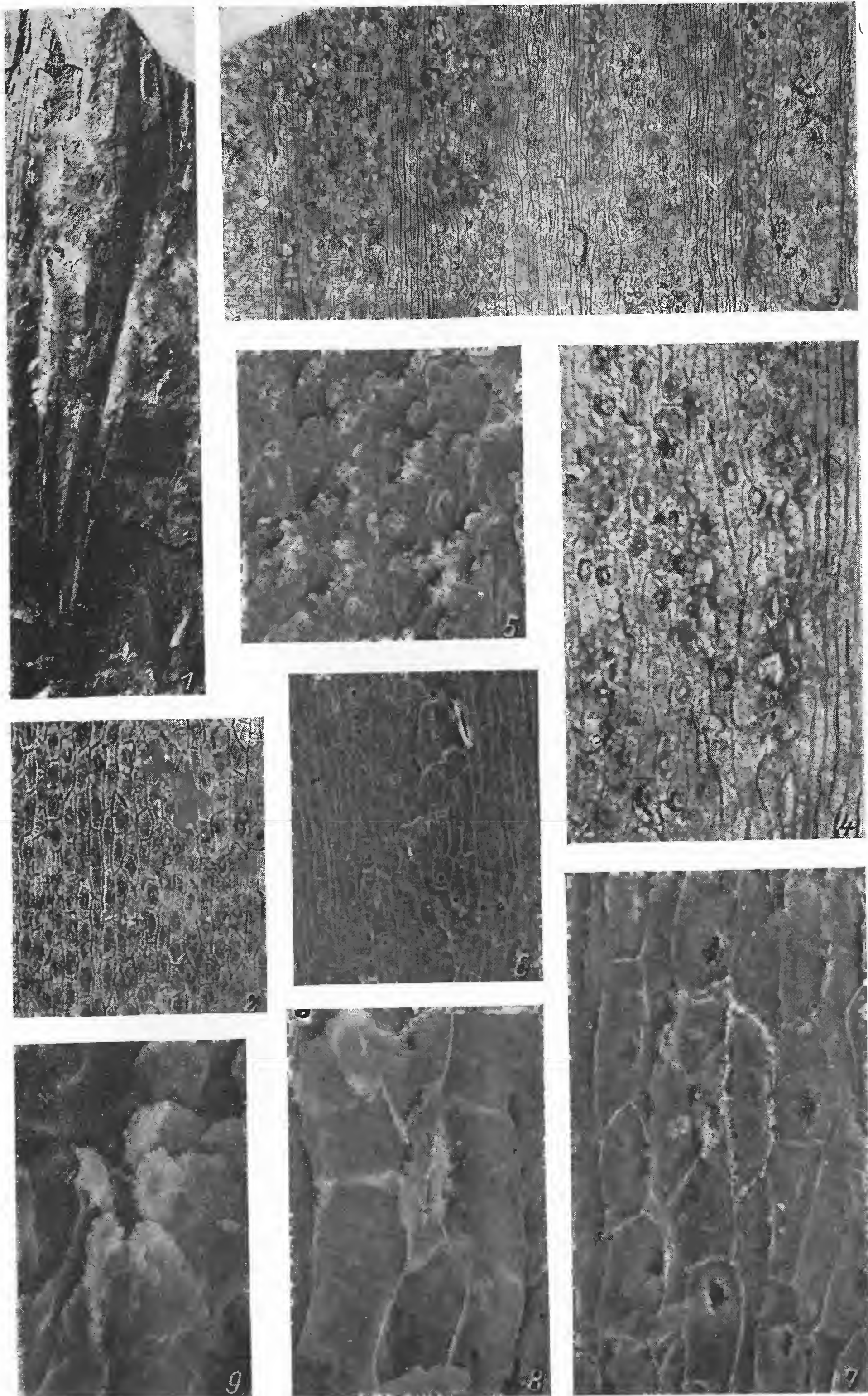


Таблица I. *Phoenicopsis suluktensis.*

1 — пучок листьев, голотип, нат. вел., обр. 1/12 393, Южная Фергана, Сулюкта; *2* — участок верхней эпидермы листа, ×100; *3* — участок нижней эпидермы листа, ×63; *4* — участок устьичной полосы, ×160; *5—7* — то же, снятое снаружи (*5*) и изнутри (*6*, *7*) на СЭМ, ×200, 100 и 400; *8*, *9* — устьичные комплексы, снятые снаружи (*8*) и изнутри (*9*) на СЭМ, ×750 и 600. Все препараты — с голотипа.

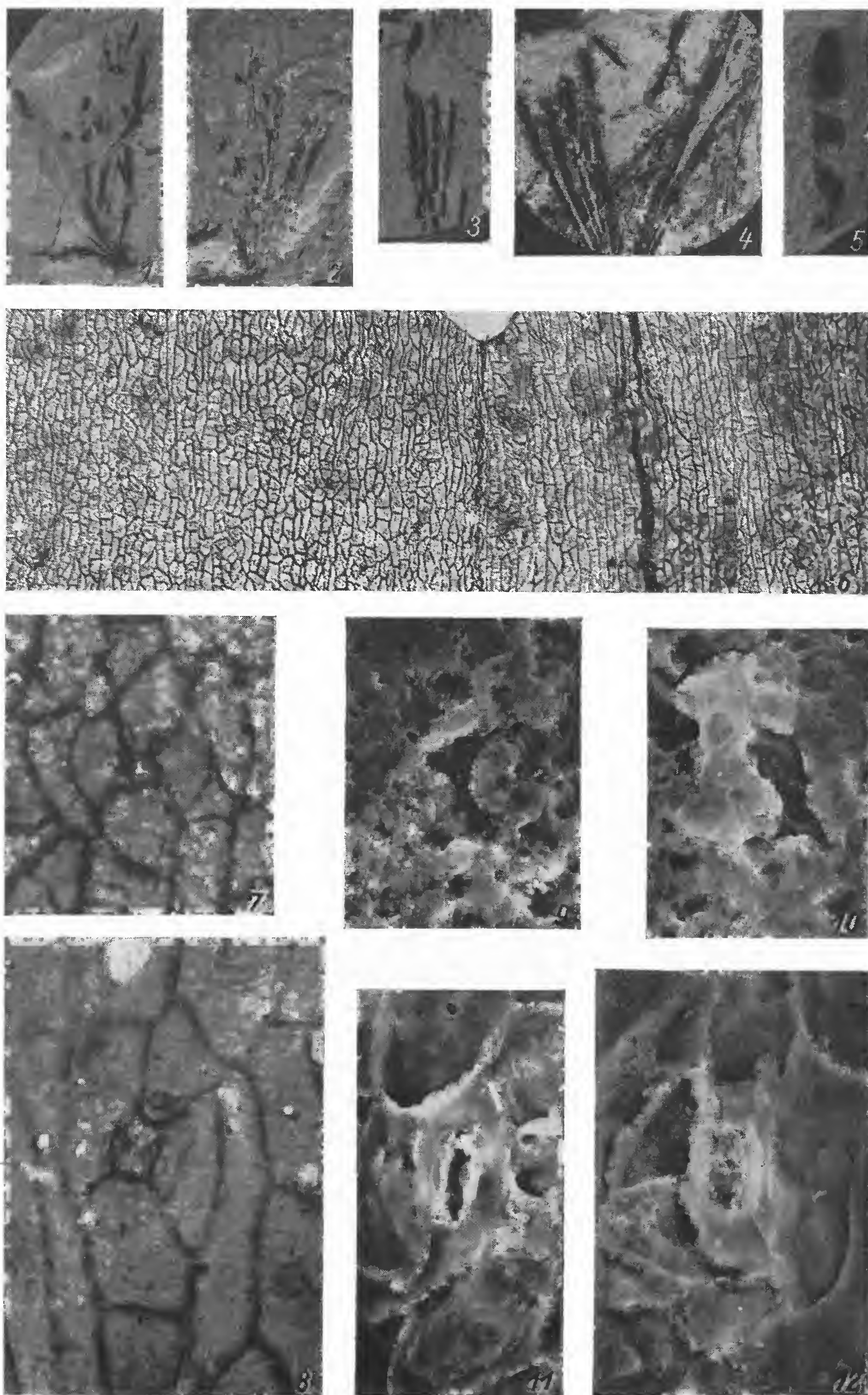


Таблица II. *Phoenicopsis urtujensis*.

1—4 — пучки листьев, нат. вел., *1* — голотип, обр. 2—5/12 393, Юго-Восточное Забайкалье (Приаргунье), скв. 7002, гл. 388, 341, 379.5 м; скв. 3949, гл. 445—450 м; *5* — верхушка листа, ×3, обр. 6/12 393, там же, скв. 7002, гл. 363 м; *6* — участок эпидермы нижней (*слева*) и верхней (*справа*) поверхностей листа, ×63; *7*, *8* — устьичные комплексы, ×400; *9—12* — то же, снятое на СЭМ, снаружи (*9*, *10*) и изнутри (*11*, *12*), ×750. Все препараты, кроме *8*, — с голотипа; *8* — с обр. 7/12 393, там же, скв. 7002, гл. 255 м.

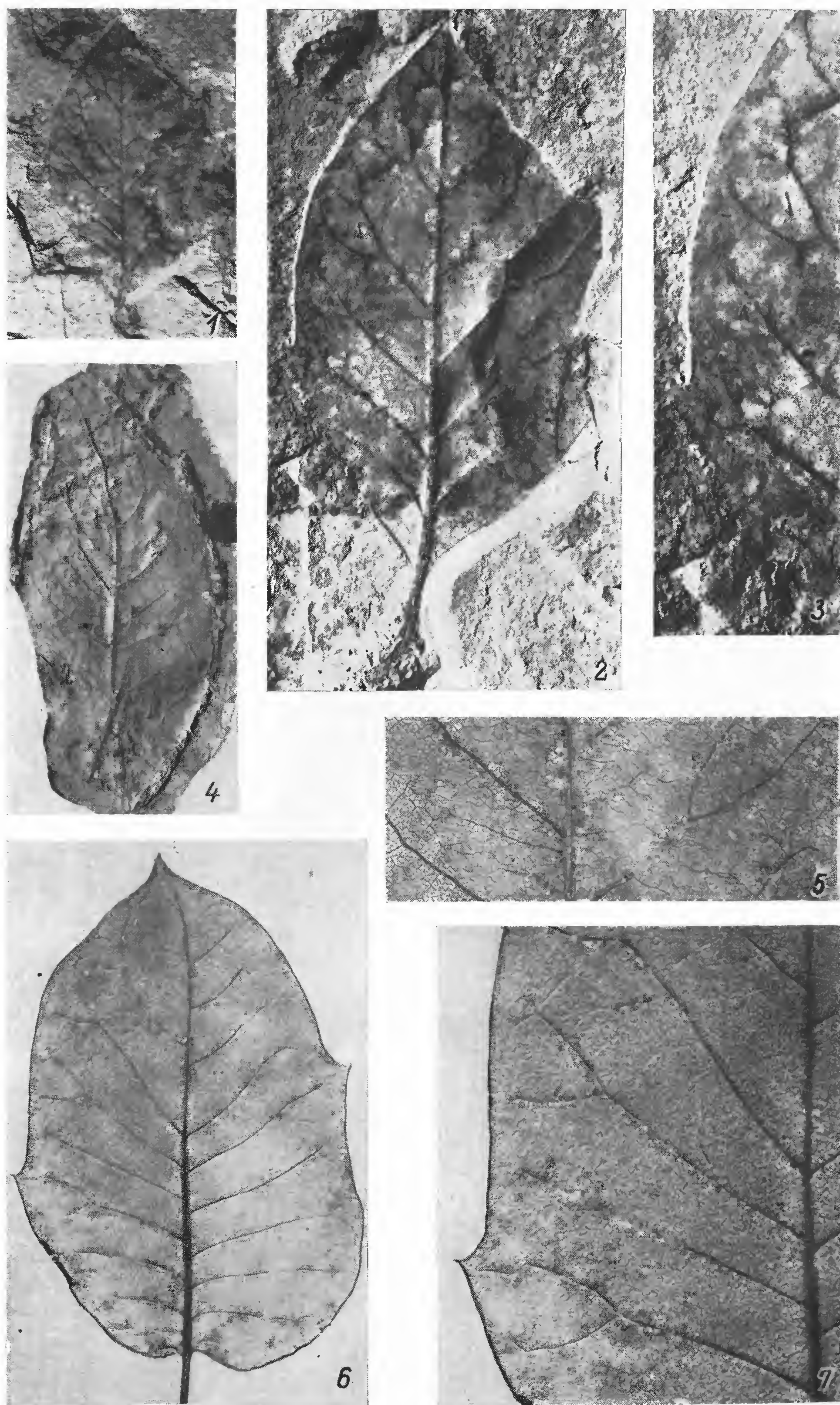
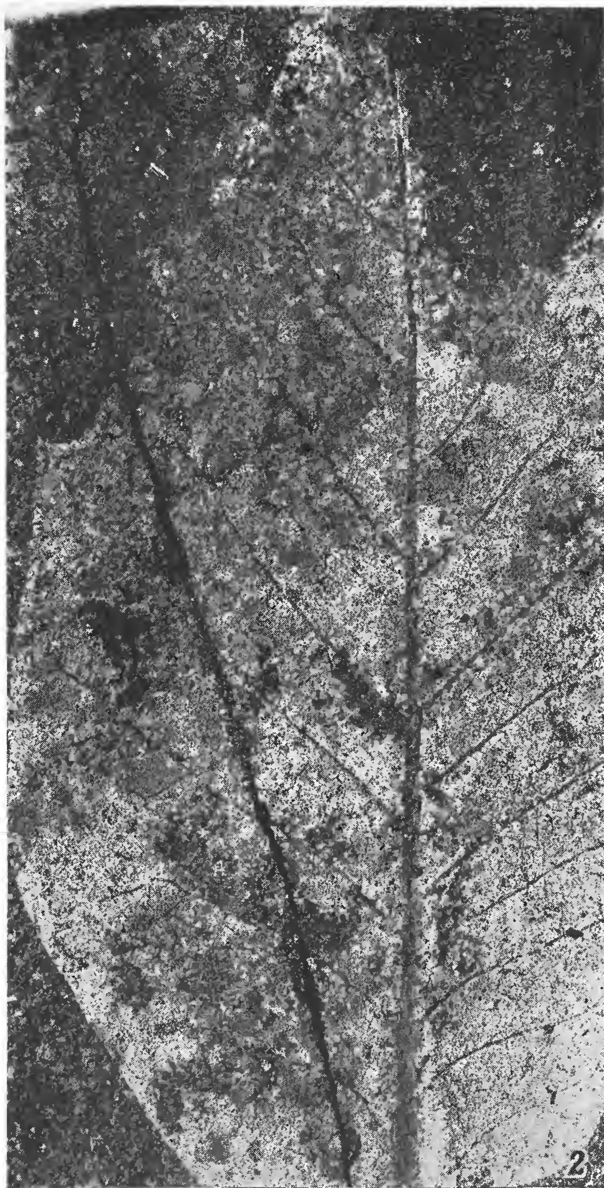
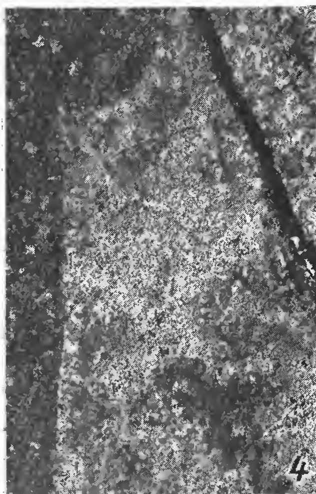


Таблица I. *Nyssa zhilinii* (*1—4*) и *N. aquatica* (*5—7*).

1 — колл. 2113, обр. 1375, голотип; *2* — то же, ×2; *3* — то же, ×3; *4* — колл. 2113, обр. 78; *5* — деталь жилкования современного цельнокрайнего листа, ×3; *6* — современный зубчатый лист; *7* — то же, край листа, ×3.







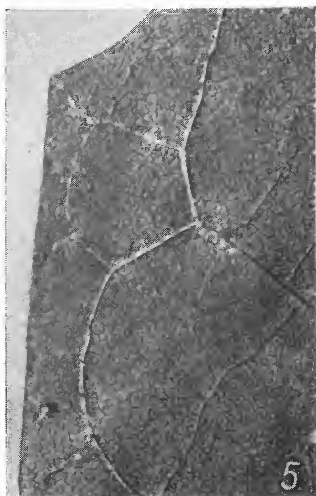




Таблица II. *Nyssa zhilinii* (*1—4*) и *N. aquatica* (*5*).

1 — колл. 1392, обр. 1; *2* — то же, ×3; *3* — то же, основание листа, ×5; *4* — то же, край листа, ×5; *5* — фрагмент жилкования современного листа, ×5.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Колаковский А. А. Карпология колокольчиковых (*Campanulaceae*) и вопросы таксономии . . . 1155

Сёмкин Б. И., Петропавловский Б. С., Кошкарев А. В., Варченко Л. И., Усольцева Л. А. О методе многомерного анализа соотношения растительности с экологическими факторами . . . 1167

Боч М. С. О классификации болотной растительности (на примере сфагновых топей Северо-Запада РСФСР) . . . 1182

Ильинская И. А. Палеогеновые флоры горы Киин-Кериш и их новые виды (Восточный Казахстан) . . . 1193

СООБЩЕНИЯ . . . 1203

Тахтаджян А. Л., Шилкина И. А., Яценко-Хмелевский А. А. Анатомия древесины *Didymeles madagascariensis* в связи с систематическим положением семейства *Didymelaceae*. (1203). — **Трифонова С. Н.** Сравнительная анатомия плодов видов рода *Kobresia* (*Cyperaceae*) и ее значение для систематики. (1206). — **Буданцев А. Л.** Числа хромосом и некоторые вопросы систематики рода *Dracocephalum* (*Lamiaceae*). (1211). — **Тамберг Т. Г.** Варьирование признаков соцветия *Leucanthemum vulgare* (*Asteraceae*) в природных популяциях. (1218). — **Симоненко В. К.** Динамика развития ультраструктуры пыльцевого зерна и его спородермы у *Helianthus annuus* (*Asteraceae*). (1222). — **Петров В. В., Дыренков С. А.** Содержание покоящихся жизнеспособных семян в почве старовозрастного коренного елового леса. (1227). — **Злобин Ю. А., Чумакова Е. А.** Эфемероиды широколиственного леса в условиях рекреации. (1231). — **Вехов Н. В., Кулиев А. Н.** Распространение гидрофильных растений на Северном Тимане, в Малоземельской и на западе Большеземельской тундр. (1241). — **Нескрябина Е. С.** Сезонное развитие луговой и псаммофитно-степной растительности в Хоперском заповеднике. (1249). — **Кулумбаева А. А.** Новые данные о фитопланктоне киргизских озер Иссык-Куль и Сонгкёль. (1257).

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 1262

Самылина В. А., Сребродольская И. Н. Новые виды рода *Phoenicopsis* из мезозоя Азиатской части СССР. (1262). — **Викулин С. В., Пнёва Г. П.** *Nyssa zhilinii* (*Nyssaceae*) — новый третичный вид из Пасеково (Среднерусская возвышенность) и Ашутаса (Восточный Казахстан). (1266). — **Клюйков Е. В.** Новый вид рода *Hyalolaena* (*Umbelliferae—Apioideae*) из Центрального Тянь-Шаня. (1271).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . 1274

Шевчик В. Л. Новое местонахождение *Hydrocotyle vulgaris* (*Apiaceae*) на территории европейской части СССР. (1274).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ . . . 1278

Цвелев Н. Н. К. Ф. Ледебур (1785—1851) и его «Flora rossica». (1278).

ПОТЕРИ НАУКИ . . . 1282

Яковлев М. С., Батыгина Т. Б. Вера Алексеевна Поддубная-Арнольди (1902—1985). (1282). — **Батыгина Т. Б., Яковлев М. С., Васильев А. Е.** Светлана Александровна Резникова (1932—1985). (1283).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 1285

Штина Э. А. (*Рецензия*). Библиография советской литературы по водорослям. 1961—1970. 1983. (1285).

1 р. 90 к.

Индекс 70056

Центральная научно-исследовательская лаборатория охотничьего хозяйства и заповедников Главохоты РСФСР извещает авторов и читателей «Ботанического журнала» о выходящих сборниках научных трудов.

Планируются сборники:

«Редкие виды растений в заповедниках РСФСР»;
«Динамика свойств и современные почвенные процессы».

В 1988 г.:

«Низшие растения в заповедниках РСФСР».

Имеются издания прошлых лет:

«Сезонная и разногодичная динамика растительного покрова в заповедниках РСФСР» (1983);
«Ботанические исследования в заповедниках РСФСР» (1984)

Заявки с указанием количества экземпляров с гарантией выкупа просим присылать по адресу:

129347, Москва, Лосиноостровская лесная дача, квартал 18. Отдел НТИ.